

東アジア産マツムシソウ属（マツムシソウ科）の系統分類学的研究

著者	須山 知香
著者別表示	Suyama Chika
雑誌名	植物地理・分類研究
巻	54
号	2
ページ	105-126
発行年	2006-10-31
URL	http://hdl.handle.net/2297/00050274

2006 年度植物地理・分類学会奨励賞受賞記念論文

須山知香：東アジア産マツムシソウ属（マツムシソウ科）の系統分類学的研究

920-1192 金沢市角間町 金沢大学大学院自然科学研究科植物自然史研究室

Chika Suyama : Phylogeotaxonomy of *Scabiosa* (Dipsacaceae) in East Asia

Laboratory for Plant Natural History, Graduate School of Natural Science and Technology, Kanazawa University,
Kakuma-machi, Kanazawa 920-1192, Japan
schika@kenroku.kanazawa-u.ac.jp

はじめに

マツムシソウと言えば、一般には高原や高山のお花畑に群生する様子が思い浮ぶ。ところが、愛知県東部の丘陵地で出会った‘舌状花の無い奇妙なマツムシソウ’は、標高わずか数十メートルの場所に生育していた。このような形態的特徴を示す集団を調べてみると、周伊勢湾地域の低地やそれに続く丘陵地に限って分布していたことから、これを新変種ミカワマツムシソウ *Scabiosa japonica* Miq. var. *breviligula* Suyama & K. Ueda と命名・記載した (Suyama and Ueda 2005)。このミカワマツムシソウを調べた際に、日本のマツムシソウ属植物は、1950 年代以前には分類学的な見解が研究者により大きく異なっていたにも関わらず、近年は一貫して‘日本に一種のみ’の‘分類に関する問題は無い’グループであると見なされ、生物学的な分類群の再検討がなされないままであることを知った。

日本のマツムシソウ属植物は北海道から九州にかけて分布し、その生育地は海岸沿いの岩場、低山および丘陵地帯の開けた土地、山地・高原の草地から亜高山帯の岩場や砂礫地と様々な環境で見られる (Fig. 1; Table 1)。しかし、本植物は明るく開けた場所を好むため、森林が良く発達する日本における本植物の生育地は互いに離れており、非連続的である。この分布の特性から、私は「日本のマツムシソウには種内分類群間、あるいは地域集団ごとに遺伝的変異が蓄積されているのでは」という直感を抱いた。さらには、沿海州、中国東北部、朝鮮半島、台湾等の近隣地域には日本のマツムシソウ属植物の近縁種が存在していることから、日本列島の植物相

の成立過程を推測する材料としても本植物群の分類学的再検討および系統地理学的研究に興味を覚えた。

そこで私は、先ず日本においてマツムシソウ属植物が認識されてきた歴史をあらため、そこから浮かび上がった諸問題を念頭に、各分類群について実際の分布および形態的・生態的な形質の再検討等を行った。さらに分子系統解析により本植物群の類縁関係を明らかにし、日本および東アジアにおけるマツムシソウ属植物の新たな分類学的見解を持つことができた。本報では日本産マツムシソウ属植物の分類史、分子系統解析による系統地理学的考察、主に東アジア産マツムシソウ属植物で観察・発見した新たな形態学的・生態学的情報の報告と、これらを総合的に評価した結果としての日本産マツムシソウ属植物の新たな分類体系を提案する。

日本産マツムシソウ属の分類史

マツムシソウ科植物はヨーロッパ、アジア、アフリカに分布し、世界で 10 属約 320 種が知られる一回繁殖型、あるいは多回繁殖型の草本または低灌木植物である (Verlaque 1985)。日本にはマツムシソウ属 *Scabiosa* L. とナベナ属 *Dipsacus* L. の 2 属が分布する。このうちマツムシソウ属はヨーロッパ、アジア、アフリカに約 90 種 (Verlaque 1985) が知られている。

日本におけるマツムシソウ属植物の認識の歴史を遡るため、本草学時代の記述を調べた。明代に李時珍 (1596) の記した「本草綱目」には、従来マツムシソウ属の掲載は無いとされてきたが、今回確認した 1930 年商務印書館の影印版にある鬱金香 (第

14 巻草部) という名称は、現在チューリップあるいはサフランを指すとして一般的に解釈されているが、その図版(第2冊図巻上)にはマツムシソウ属植物(恐らく *S. graminifolia*) の特徴を持つ絵が掲載されている。金陵胡承竜刊本(1596)の本草綱目附図上巻にある鬱金香の図版では植物の描写がより簡略であるため、種類の特定は困難である。この本草綱目は1607年に日本へ渡来したとされている。以降、日本の本草学者はこれに記された植物と日本の植物とを対比させながら、花譜(貝原 1694)、大和本草(貝原 1709)、本草図譜(岩崎 1830-1844)、重訂本草綱目啓蒙(小野原著 1847; 確認は刈米考註 1933)、頭註國譯本草綱目(李原著; 白井監修・校註 1929-1934)等を編んだが、これらにはマツムシソウ属植物に関する記述は見あたらない。国内でのマツムシソウの記録は、和漢三才図会(寺島 1713; 確認は谷川編集 1980)に「玉毬花、松虫草」として、また花彙(島田・小野 1765; 確認は奥山解説 1977)に「玉毬花・マツムシサウ・リンボウギク(輪鈴菊)」、救荒本草啓蒙(小野 1842)に「山蘿蔔・マツムシサウ・リンボウギク」、日本産物志(伊藤 1873)に「リンボウギク・マツムシサウ」としての記述が見られる。

国外の文献に日本のマツムシソウが登場するのは、ツェンペリー C. P. Thunberg が 1784 年に著した *Flora Japonica* でマツムシソウを *Scabiosa maritima* L. と記したのが最初である。この *S. maritima* は南フランスのモンペリエから記載された植物でヨーロッパ・アフリカに分布するが、現在マツムシソウとは別節(セイヨウマツムシソウ節: sect. *Cyrtostemma*) に分類されている植物である。その後、日本のフロラに関する初期の文献では、Amoenitatum Exoticarum Politico-phisco-medicarum (Kämpfer 1712) および *Florae Japonicae familiae naturalis* (Siebold and Zuccarini 1845-1846) には日本のマツムシソウについての記述は無い。その後、シーボルト P. F. Siebold が長崎の出島で栽培されていた植物を持ち帰ったものをタイプとして、1867 年にはミクエル F. A. W. Miquel が日本固有種 *S. japonica* Miq. を記載した。その中でマツムシソウは「日本の尾張、上野、美濃に多く自生し、シーボルトはその和名を Rinboogik (リンボウギク) とした」とある。Franchet and Savatier (1875) の *Enumeratio Plantarum in Japonia sponte crescentium* でも日本のマツムシソウは *S. japonica* Miq. とされ、日本の文献として「Kwa-wi」(花彙)、「Sô Mokou Zousseiz」(草木図説)を引用してこれの和名を「Matsu-mousisô (Tanaka); Rin boo guikou (Sieb.)」と記した。

20 世紀に入ると、日本の研究者達がマツムシソウを、モンゴル北部、中国東北部、朝鮮半島北部に分布するとされる幾つかの種と比較して、これらと同一(Tatewaki 1928, 1940; Kitagawa 1939)又はこれらと変種関係にある(中井 1909; Hara 1937; 原 1940 a, 1940 b; Hurusawa 1949, 1951)として扱った。また、マツムシソウの学名に *Scabiosa fischeri* DC をあてることもあった(Tatewaki 1928; Hara 1937)。*S. fischeri* は de Candolle が 1830 年にダフリアで採集された種子からの栽培個体をタイプとして記載したものである。但し、この学名は現在一般的には、先に発表された *S. comosa* Fisch. のシノニムとして扱われている。にもかかわらず、ロシアの一部の植物学者達は、慣習として長年この分類群の学名に *S. comosa* ではなく *S. fischeri* を用いてきた。この経緯の詳細説明は Bobrov (1957) にある。筆者が 2001 年に調査を行ったロシア科学アカデミー極東支部植物標本庫 VLA では、実際にラベルおよびカバーで双方の学名が混同して用いられていた。1900 年代から 40 年代までの間、ロシアの研究者がこれらの学名を恣意的に使用していたことに加え、日本では恐らくロシア産の標本を検分する機会が不十分であったことにより、*S. comosa* と *S. fischeri* は異なる分類群として認識されていた。例えば、原 (1940 a) は、ダフリア産のマツムシソウ属植物は、*S. fischeri* とは異なるが *S. comosa* と同一であるという記述をしており、*S. comosa* と *S. fischeri* を別分類群と認識していることが判る。

この様に、1950 年代までには日本産のマツムシソウの学名は *Scabiosa fischeri* var. *japonica* (中井 1909; Hara 1937), *S. comosa* var. *japonica* (Tatewaki 1940), *S. tschiliensis* var. *japonica* (Hurusawa 1949), *S. japonica* (中井 1943) の 4 通りが提唱されることとなった。また、Hurusawa (1951) は *S. japonica* に 2 亜種を設定して、日本のマツムシソウを *S. japonica* ssp. *japonica* var. *japonica* とした。そして中井 (1943) が記載した *S. mansenensis*, *S. zuikoensis* や *S. tschiliensis* といった大陸産のマツムシソウをマツムシソウの亜種 *S. japonica* ssp. *tschiliensis* の下の変種にしたうえで、エゾマツムシソウをこれと同亜種に含めて *S. japonica* ssp. *tschiliensis* var. *acutiloba* とした。

1960 年代から近年まで、日本の植物相に関する主な文献(大井 1965; 北村他 1979; 北村 1981; 奥山 1983; Yamazaki 1993)では、日本に分布するマツムシソウ属植物を日本固有の独立種マツムシソウ *Scabiosa japonica* 1 種であるとしてきた。そしてその種内には、形態・生態の差異による変種・

Table. 1. Taxonomy and distribution map of *Scabiosa* in Japan. 日本産マツムシソウ属植物の分類と分布

A: Habit of *S. jezoensis*; B: *S. japonica* var. *japonica*; C: *S. japonica* var. *alpina*; D: *S. japonica* var. *littoralis*; E: *S. japonica* var. *breviligula*.

【エゾマツムシソウ節 section *Prismakena* Bobr.】

エゾマツムシソウ *Scabiosa jezoensis* Nakai (Fig. 1 A)

【マツムシソウ節 section *Scabiosa*】

マツムシソウ *S. japonica* Miq. var. *japonica* (Fig. 1 B)

タカネマツムシソウ *S. japonica* var. *alpina* (Takeda) Takeda (Fig. 1 C)

ソナレマツムシソウ *S. japonica* var. *littoralis* (Nakai) Konta & S. Matsuda (Fig. 1 D)

ミカワマツムシソウ *S. japonica* var. *breviligula* Suyama & K. Ueda (Fig. 1 E)

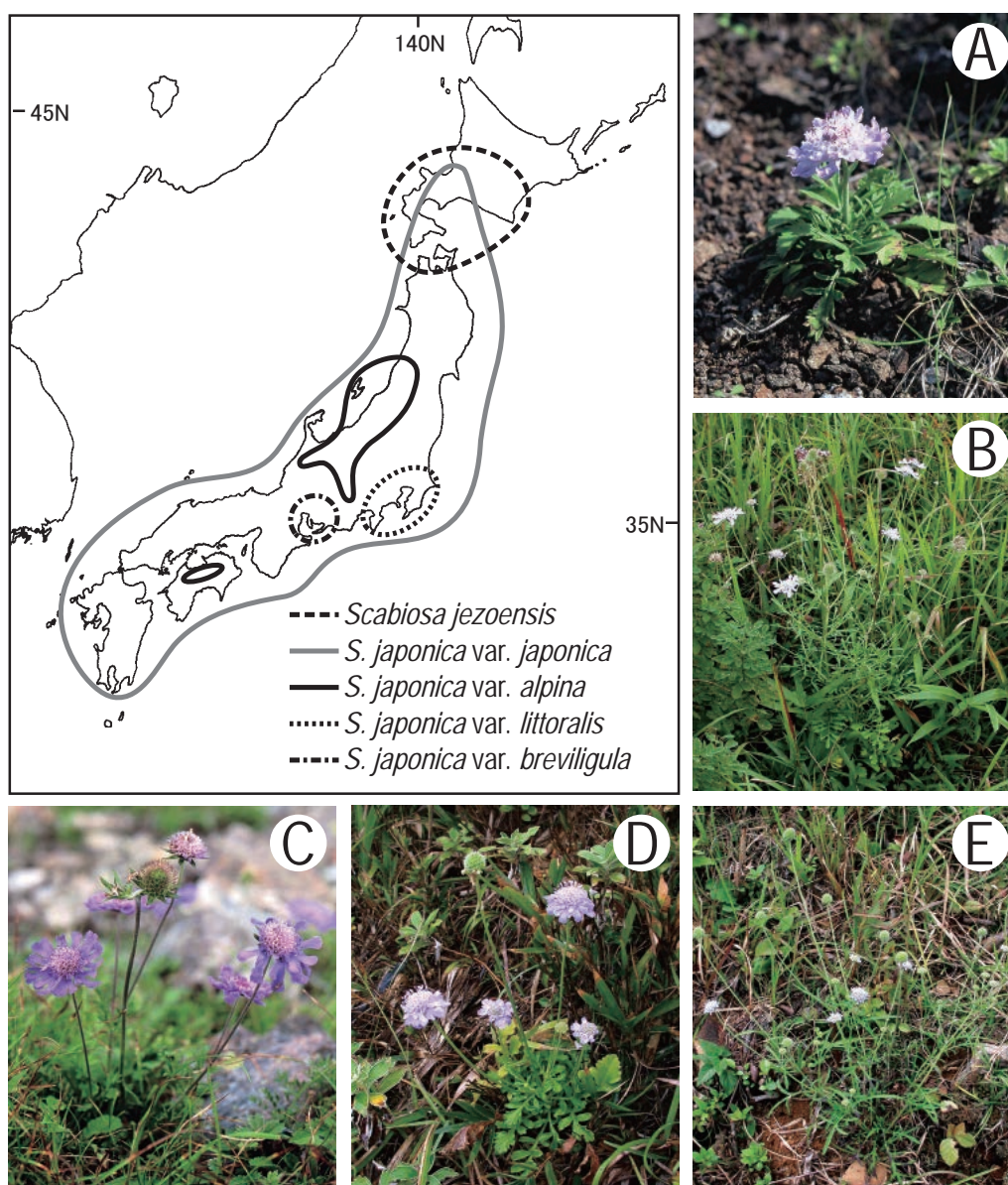


Fig. 1. Taxonomy and distribution map of *Scabiosa* in Japan. 日本産マツムシソウ属植物の分類と分布.

A: Habit of *S. jezoensis*; B: *S. japonica* var. *japonica*; C: *S. japonica* var. *alpina*; D: *S. japonica* var. *littoralis*; E: *S. japonica* var. *breviligula*.

品種が以下のように認められてきた (Fig. 1; Table 1) : 基本品種のマツムシソウ *S. japonica* var. *japonica* f. *japonica* は北海道~九州の主に高原や開けた山地に生育する。静岡県東部および関東地方の海岸域に見られる矮小個体は記載時以降品種ソナレマツムシソウ var. *japonica* f. *littolaris* とされてきたが、近年これを変種とする見解が示されている (大場 2003; Konta and Matsumoto 2006; 植田・須山 2006)。本州・四国の亜高山帯砂礫地には変種 (または品種) のタカネマツムシソウ var. *alpina* が生育する。北海道及び青森北部に生育するエゾマツムシソウ *S. jezoensis* Nakai は近年までマツムシソウの変種 var. *acutiloba* とされてきた。また、本種の花の色は通常薄紫色であるが、白花の個体が区別されてシロバナマツムシソウ var. *japonica* f. *albiflora* (Honda) Hara やシロバナタカネマツムシソウ var. *alpina* f. *alba* Sugim. として扱われることもある。そして前述のように、東海地方の低地・丘陵地から変種ミカワマツムシソウ var. *breviligula* が記載された (Suyama and Ueda 2005) (Fig. 1)。

分類の問題点

タカネマツムシソウは一般に「高い所に生えているマツムシソウ」として捉えられてきた。このことは、マツムシソウ属植物の分類に関する文献中において、「高山上に見るものはマツムシソウの高山生一品と見なし、これにタカネマツムシソウの名を与える」(武田 1932)、「タカネマツムシソウは丈の低い高山型」(大井・北川 1983)、「タカネマツムシソウはマツムシソウの高山型で草丈は低い、花は逆に大きくなる傾向がある。低地のマツムシソウから連続的に変異する」(井上 1997)、等の記述としても示されている。高山植物全般について、「標高の低いところに生える植物と比べて草丈が低く、大型の花を付け、葉が肥厚したり密な毛で覆われる等の特徴を持つことが多いがこれは、厳しい高山の環境に適応した結果である」との解説を多くの普及書等で目にする (田辺 1961, 等) ことから、タカネマツムシソウについての前述の解釈は、自然に受け入れられてきたのであろう。その分類学的位置についてはマツムシソウの変種である (*Scabiosa japonica* var. *alpina*) とする見解 (原 1940 a; Hara 1952; Hurusawa 1951; 大井 1965; 北村他 1979; 北村 1981; Yamazaki 1993) と、品種 (*S. japonica* var. *japonica* f. *alpina*) とする見解 (Tatewaki 1940; 中井 1943; 清水 1982) がある。そして国内の普及書や地域植物誌等を見ても本植物の分類ランクは様々に扱われている。

また、エゾマツムシソウは近年マツムシソウの変種とされてきたが、かつてはその分類上の位置付けに大きな議論があった。これをマツムシソウとは異なる分類群として扱ったのは、Hara (1937) が最初であった。Hara (1937) は、北海道 (日高、胆振) 及び本州北部 (陸奥) のマツムシソウ属植物は大陸と同じタイプであって、北海道から九州に広く分布するマツムシソウとは異なると認識し、これに *Scabiosa fischeri* DC (トウマツムシソウ、チョウセンマツムシソウ) の学名を用いた (この学名は前述の通り *S. comosa* のシノニムである)。その際 *S. fischeri* の分布域を上記の他、朝鮮半島 (Korea)、中国 (China, Manchuria)、沿海州 (Ussuri)、アムール地方 (Amur) およびダフリア地方 (Dahuria) としている。そして日本に広く分布するマツムシソウをこれの変種とした。しかし、原はその後 1940 年にダフリア産の *S. fischeri* の標本を検分し直した際にその形態は日本産のマツムシソウとは全く異なるとの見解に達し、日本産のものを固有種 *S. japonica* とした。そして、ダフリアに産する *S. fischeri* は形態が *S. japonica* とは大きく異なるが、それ以外の大陸産マツムシソウは *S. japonica* と比べて葉の先端が尖ることの他に大きな形態的差異は無いとして、これらを日本産マツムシソウの変種 *S. japonica* var. *acutiloba* Hara (トウマツムシソウ) として記載した (原 1940a, 1940b)。北海道及び本州北部のマツムシソウ属植物もこの var. *acutiloba* に含まれ、タイプには北海道日高郡様似町産の標本が用いられた。一方、中井 (1943) は日本、朝鮮半島および中国東北部のマツムシソウ属植物の比較研究を行った際に、北海道に生育するものを独立種 *S. jezoensis* Nakai (エゾマツムシソウ) とした。その後 Hurusawa (1951) は、エゾマツムシソウは *S. japonica* よりむしろ中国東北部の五台山から記載された *S. tschiliensis* Gruning との関係が深いという見解を示した。その結果、*S. japonica* に 2 亜種を設定し、日本のマツムシソウを *S. japonica* ssp. *japonica* とする一方で、*S. tschiliensis*, *S. mansenensis* Nakai, *S. zuikoensis* Nakai といった大陸産のマツムシソウをマツムシソウの亜種 ssp. *tschiliensis* に纏め、エゾマツムシソウをこれの変種 ssp. *tschiliensis* var. *acutiloba* とした。この際、var. *acutiloba* の生物学的範疇を、原 (1940b) が記載した北海道、本州北部、朝鮮半島、中国、沿海州及びアムール地方の広域ではなく、タイプのみに限った (Hurusawa 1951)。しかしこの Hurusawa (1951) はシノニムリストを挙げたのみの論文であり、どの様な形質の評価に基づいてこの学名の組み換えが行われたのかは記されていない。いずれにせ

よ, これら中井 (1943), Hurusawa (1951) の見解は広く支持されることはなかった。

以上, 日本産マツムシソウ属分類史の詳細を述べたが, 概観するとエゾマツムシソウおよびタカネマツムシソウは分類学的定義やランク評価の見解に相違があったものの, 60 年代以降に新たな議論がなされてこなかったこと, そして東アジアに分布する近縁種と日本産種との類縁関係は具体的には未検証であったことが判明した。

分子系統解析で見る日本産マツムシソウ属植物の系統

近年は手法の発達と簡易化により, 伝統的な比較形態学的手法による類縁性の考察に加えて, 遺伝子解析による生物の系統推定が盛んに行われている。形態学的手法のみでの系統推定は, 例えば比較形質に収斂・退行が起こっている際には時として誤った評価を出す恐れがある。しかし, 経時変化による中立的な塩基置換を反映した分子データを用いた系統解析は, より客観的な系統推定を可能とし, また, 進化速度の速い塩基置換データを得ることにより比較形質に乏しい近縁な分類群間・個体群間の系統推定を行うことが出来る。そこで本研究では, 日本産マツムシソウ属植物の種内分類群および大陸産近縁種の分子系統解析を行った。

1) マツムシソウ科内の系統解析

日本産マツムシソウ属植物の系統地理を考えるためには, 現在の日本に生育するマツムシソウ属植物の近縁種を調べ出す必要がある。そのためにはまず, 科全体の系統解析を行うことによって東アジアに分布する近縁種間全体の系統関係を把握し, 解析を行う際に使用する外群にはどの分類群が最適であるかを調べることが必要である。

材料と方法: マツムシソウ科は, これまでのマツムシソウ目での系統関係解析の結果から, モリナ科 Morinaceae, トリプロステギア科 Triplostegiaceae, オミナエシ科 Valerianaceae と近縁であることが示されている (Backlund 1996; Bell et al. 2001; Donoghue et al. 2003; Bell and Donoghue 2003; Bell 2004)。また, モリナ科はマツムシソウ科に, トリプロステギア科はオミナエシ科に含むとする見解もある (Cronquist 1988)。モリナ科は中国南部の標高の高い地域からアジア大陸の中央山脈に沿って黒海近辺まで, 大陸の東西にまたがって分布し, *Acanthocalyx*, *Cryptothladia*, *Morina* の 3 属が認められている (Cannon and Cannon 1984)。今回の解析には, これら各属から 1 種を用いた。トリプロステギア科は中国南部から東南アジアにかけて分布し, *Triplostegia* 1 属に 2 種が認められている

(Backlund and Nilsson 1997)。この両種を解析に用いた。オミナエシ科は世界に約 8 属 (Eriksen 1989) 約 350 種 (Bell 2004) が知られる, マツムシソウ科とほぼ同規模の大きさの分類群である。このオミナエシ科の分子系統解析 (Bell 2004, Hidalgo et al. 2004) の結果から, マツムシソウクレードにより近縁であった *Patrinia*, *Fedia*, *Nardostachys*, *Valerianella* の 4 属から各 1 種を解析に用いた。マツムシソウ科のサンプルはマツムシソウ属, ナベナ属, *Pterocephalus*, *Bassecoia*, *Cephalaria*, *Knautia*, *Succisa*, *Succisella* の 8 属から 1~数種を用いて, 合計 4 科 16 属 59 種のデータを準備して解析に適したサンプルを選定した。

マツムシソウ属では果実形態により幾つかの節が認められている。近年マツムシソウ科のモノグラフを記した Verlaque (1986 a, 1986 b) では節の認識の変遷を纏めたうえで sect. *Asterothrix* Font Quer, sect. *Cyrtostemma* Mert. & Koch, sect. *Trochocephalus* Mert. & Koch, sect. *Scabiosa* L. (マツムシソウ節) を採用している。本研究ではこれらに加えて東アジア固有の sect. *Prismakena* Bobr. (エゾマツムシソウ節) を認め, 地中海固有の 2 種からなる sect. *Asterothrix* 以外の全ての節が含まれる様にサンプルを準備した。

解析に用いた領域は ITS (ITS 1+ITS 2) 及び *trnL* intron で, 本研究で新たに塩基配列決定を行った他, 国際塩基配列データベースに登録されているデータ (Caputo et al. 2004) を合わせて使用した (須山他 2005; Suyama and Ueda 2005 b; Suyama and Ueda 未発表)。

科内系統解析の結果: トリプロステギア科, モリナ科, オミナエシ科の 3 科を外群としたマツムシソウ科の系統樹は, *Knautia* 属 2 種, ナベナ属 3 種, *Cephalaria* 属 2 種, *Pterocephalus hookeri* と *Bassecoia bretschnideri* が, それぞれ単系統となった (Fig. 2)。また, *Succisa* 属と *Succisella* 属はその基部に *Pseudoscabiosa limonifolia* を併せ持つクレードを形成した。これらの系統関係は, 従来の形態学及び細胞分類学的体系 (Verlaque 1986 a, 1986 b: Fig. 3) と概ね一致する結果である。

また, マツムシソウ属クレードの中では, エゾマツムシソウ節, *Trochocephalus* 節がそれぞれ単系統となった。マツムシソウ節は全体が一つのクレードに纏まり, ヨーロッパ~中央アジアに分布する *S. columbaria*, *S. ochroleuca* と南アフリカに分布する *S. africana* が単系統となる一方で, マツムシソウはエゾマツムシソウ節の姉妹群となった。マツムシソウが分類されるマツムシソウ節は約 30 種からなり, アジア, ヨーロッパ, アフリカの広域に分布

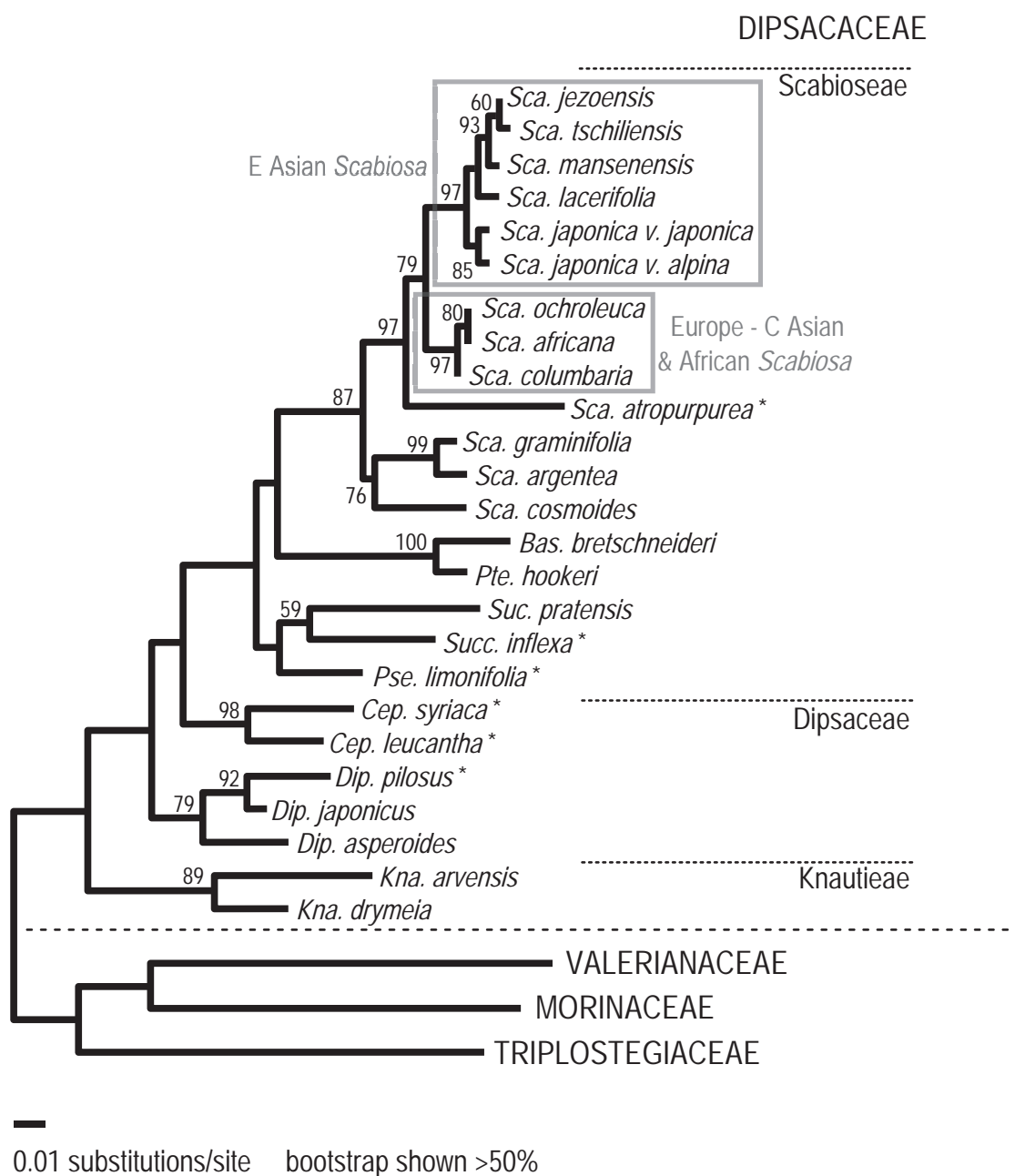


Fig. 2. Phylogeny of Dipsacaceae inferred from nDNA (ITS) and cpDNA (trnL intron), Maximum likelihood tree (Suyama and Ueda 2005 b, Suyama and Ueda in prep.). 核 ITS 領域および葉緑体 trnL イントロン領域を用いた最尤法によるマツムシソウ科分子系統樹。図中で省略した属名を以下に示す。図中*は国際塩基配列データベース DDBJ/EMBL/GenBank から得た配列。登録番号は以下の通り。Abbreviations of genus name in figure: Sca. = *Scabiosa*, Bas. = *Bassecioia*, Pte. = *Pteroccephalus*, Suc. = *Succisa*, Succ. = *Succisella*, Pse. = *Pseudoscabiosa*, Cep. = *Cephalaria*, Dip. = *Dipsacus*, Kna. = *Knautia*. *: the sequences from DDBJ/EMBL/GenBank. Accession numbers are below: *Sca. atropurpurea*: AY290017, AY290006; *Succ. inflexa*: AJ426555, AJ426556, AJ427392; *Pse. limonifolia*: AJ426535, AJ426536, AJ427383; *Cep. leucantha*: AJ426523, AJ426524, AJ427376; *Cep. syriaca*: AJ 426525, AJ 426526, AJ 427377; *Dip. pilosus*: AY 290016, AY 290005.

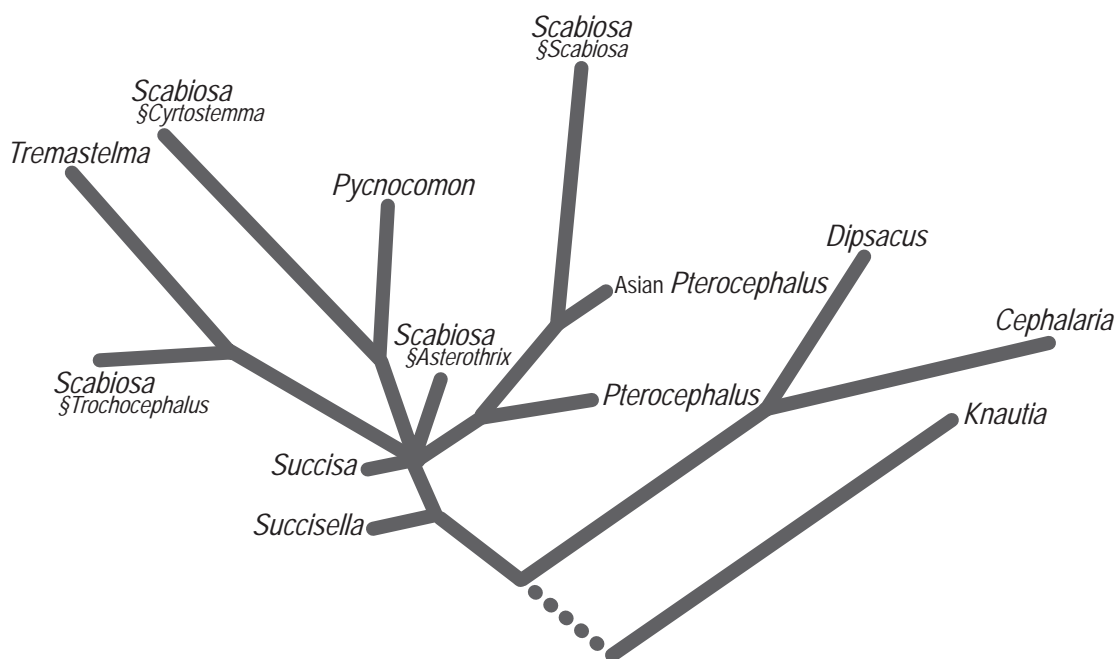


Fig. 3. Phylogenetic cladogram of genera in Dipsacaceae based on morphology and cytotaxonomy (Verlaque 1986 b, plate 33, modified). Verlaque 1986 b による形態および染色体数に基づいたマツムシソウ科における属の系統図 (Verlaque 1986 b 図 33 から作成).

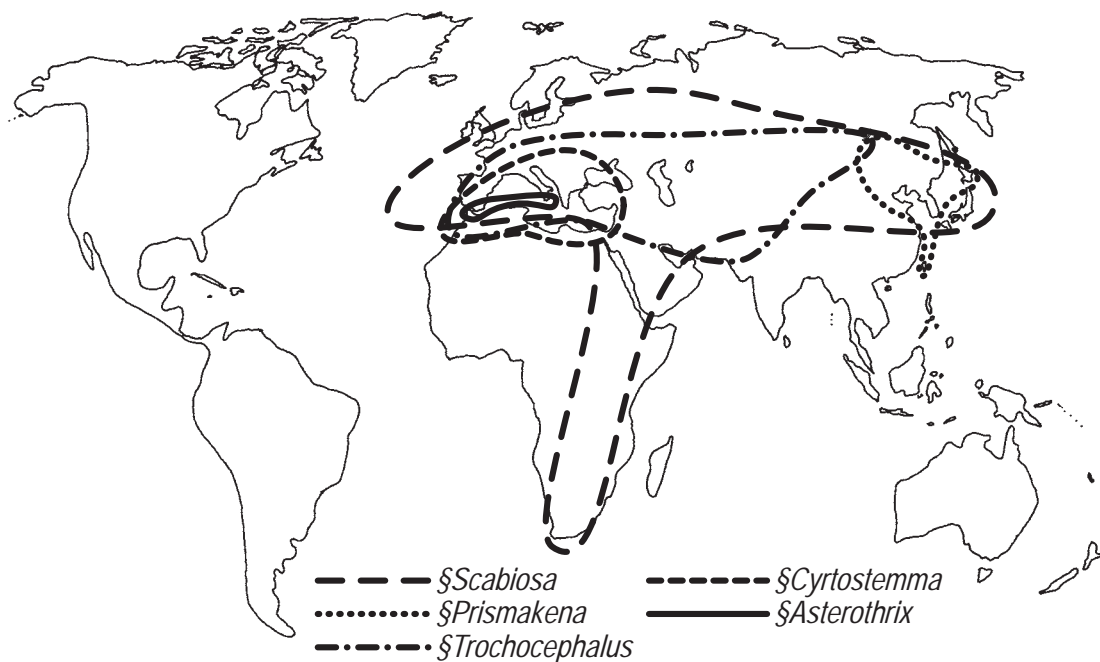


Fig. 4. Distribution map of section in *Scabiosa*. マツムシソウ属の各節の分布域.

するマツムシソウ属の中では規模が大きな一群である (Verlaque 1986 a)。今回の結果から、東アジア産マツムシソウ属植物はマツムシソウ節から派生したグループであると考えられる。これは、東アジア固有のエゾマツムシソウ節と広域分布群であるマツムシソウ節以外の各節がヨーロッパから中近東地域のみの分布であるというマツムシソウ属各節の分布に照らし合わせても、矛盾の無い考え方であろう (Fig. 4)。

以上のことから、日本産マツムシソウ属植物の系統地理を考察するための系統樹では、マツムシソウ節を外群とした東アジア産マツムシソウ属の系統樹を作成するのが適切であると判断した。

2) 解析に適した領域の探索

材料と方法：様々な遺伝子および非遺伝子領域を用いた分子系統解析による分類群間の比較研究の蓄積により、領域ごとの進化速度の違いや特性などが明らかになってきた (Soltis et al. 1998)。その中で、種子植物の種間レベルの系統解析には、核 DNA の Internal Transcribed Spacer region: ITS や、葉緑体 DNA の *trnL* intron, *trnL-trnF* intergenic region 等が頻繁に使用されている (Soltis et al. 1998)。しかし、本研究で行う種内の変種・品種間、さらには分類群の地域変異という低次分類群間の系統解析には、より進化速度が速く、低次分類群間の系統解析に有効であるような突然変異を得ることが必要である。そこで、この様な領域を効率良く検出することを狙いとして PCR-SSCP 法により遺伝的変異に富んだ領域の探索を行った (Suyama and Ueda 2007 印刷中)。解析には遺伝子多型の解析用に開発された葉緑体ユニバーサルプライマーセット (Nishizawa and Watano 2000) により増幅される葉緑体遺伝子のイントロン及び遺伝子間の 13 領域 (各領域長は約 250-410 bp, 各領域の合計は約 4 Kbp) を用いた。

結果：*petB* intron (*petB*/1), *trnG* (UCC) intron (UCC/1), *petD-rpoA* intergenic, *trnV* (UAC) - *trnM* (CAU) intergenic の領域で、5 分類群 (マツムシソウ, タカネマツムシソウ, ソナレマツムシソウ, ミカワマツムシソウ, エゾマツムシソウ) 12 サンプル間にバンドパターンの変異が多く見られた。また、これらの領域で朝鮮半島産の *Scabiosa mansenensis* f. *pinnata*, および中国東北部産の *S. tschiliensis* を比較した所、日本産のどの分類群とも異なるバンドパターンを示した (Suyama and Ueda 2007 印刷中)。このことから、前述の領域は分子系統解析に適していると判断した。

3) 東アジア産マツムシソウ属植物の分子系統解析

材料と方法：東アジアおよび日本におけるマツムシソウ属植物の分子系統解析には、2) により検出した遺伝的変異に富む cpDNA 上のイントロンおよび遺伝子間領域と nDNA の ITS をダイレクトシーケンス法により遺伝子配列を決定し、1) により選定された分類群 (マツムシソウ節) を外群として解析を行った (Suyama and Ueda 未発表)。

解析試料のサンプリングは、日本のものについては可能な限り各分類群の分布全域をカバーするように行った。また、各採集地では PCR-SSCP 法により 5 個体の試料を比較し、採集地内の個体間には遺伝的変異が無いことを確認した。

結果：東アジア産マツムシソウ属植物 32 サンプルによる系統解析の結果作成された日本産マツムシソウ属植物の系統樹では、エゾマツムシソウ節に分類されるエゾマツムシソウおよび大陸産の *Scabiosa tschiliensis*, *S. mansenensis* と、日本産マツムシソウ (広義) は、大きく 2 つのクレードに分かれた (Fig. 5)。日本産マツムシソウ (広義) の分岐を支持するブートストラップ値は 100% という高い値となる一方で、エゾマツムシソウ節の分岐を支持するブートストラップ値は低く、50% 未満 (36.4%) となった。これは、両者の中間的位置に当たる台湾固有種のニイタカマツムシソウ *S. lacerifolia* との相関関係によるものと思われる。ニイタカマツムシソウの 2 サンプルを含まないデータセットで試算すると、マツムシソウ節分岐のブートストラップ値は 82% となった。ニイタカマツムシソウは今回の解析ではマツムシソウ (広義) の姉妹群となったが、そのブートストラップ値は 55% と低い値であり、この関係は弱いものである。マツムシソウ (広義) の中で、四国産と本州中部白山産のタカネマツムシソウはその他の分類群が形成するマツムシソウ種群のクレードの基部に位置する側系統であり、マツムシソウ種群のクレードよりも早くに分岐したことが示された。また、最尤法の系統樹では従来マツムシソウ *S. japonica* var. *japonica* f. *japonica* (狭義のマツムシソウ) と同定されてきた佐渡島産のサンプルが南アルプス産のタカネマツムシソウと同一クレードとなった。ソナレマツムシソウ 2 サンプルとミカワマツムシソウ 2 サンプルは、それぞれ単系統となった。マツムシソウ (狭義) は、本州・四国・九州の 10 サンプルを解析に用いたが、地域間の系統性は見出されなかった。

東アジアにおける日本産マツムシソウ属植物の系統に関する考察

今回の解析においてマツムシソウ（狭義）のサンプルは纏まったクレードを形成せず、ミカワマツムシソウ、ソナレマツムシソウのクレードに対して地域的関連が薄いと思われる様な結果となった。これは、同一変種内の地域間という非常に近縁な系統関係の比較を行っているため、系統推定を行うための共有派生的変異の情報が不足していることによると思われる。北海道から九州まで広く分布する狭義のマツムシソウの各サンプルの塩基配列のアライメントデータを見ると、塩基の挿入・欠失や固有派生である1塩基の置換が個々に存在する（核と葉緑体を合わせた全体の約1.7%）一方で、共有派生変異は非常に少ない（同全体の約0.7%）。アライメントデータを検分して日本産マツムシソウ種群のデータから固有派生変異を除くと、マツムシソウ（狭義）10サンプル中の4サンプルは同じ配列となる。こ

の様に日本産マツムシソウ属植物内において系統樹の分解能が低い一方で、東アジア全体の中での比較からはマツムシソウの属するマツムシソウ節とエゾマツムシソウの属するエゾマツムシソウ節の間には興味深い系統関係が判明した。現時点で示された分子系統樹をもとに、日本産マツムシソウ属植物の自然史を次に述べる。

エゾマツムシソウはマツムシソウの変種ではなく別節の独立種：分子系統解析の結果、エゾマツムシソウはロシア沿海州の海岸地域で採集したサンプルと単系統になり、実は大陸に起源を持つ‘東アジアでメジャーなグループの一員’であることが示唆された。従来のエゾマツムシソウとマツムシソウの識別点である葉裂片先端や被萼冠状部裂片の形態には一見両者の中間型が多く、各地の標本庫では誤同定がしばしば見受けられた。しかし分子データを基に両者の違いを詳細に再検討した所、両者の果実形態には明らかに差異があり、別節に分類されることを

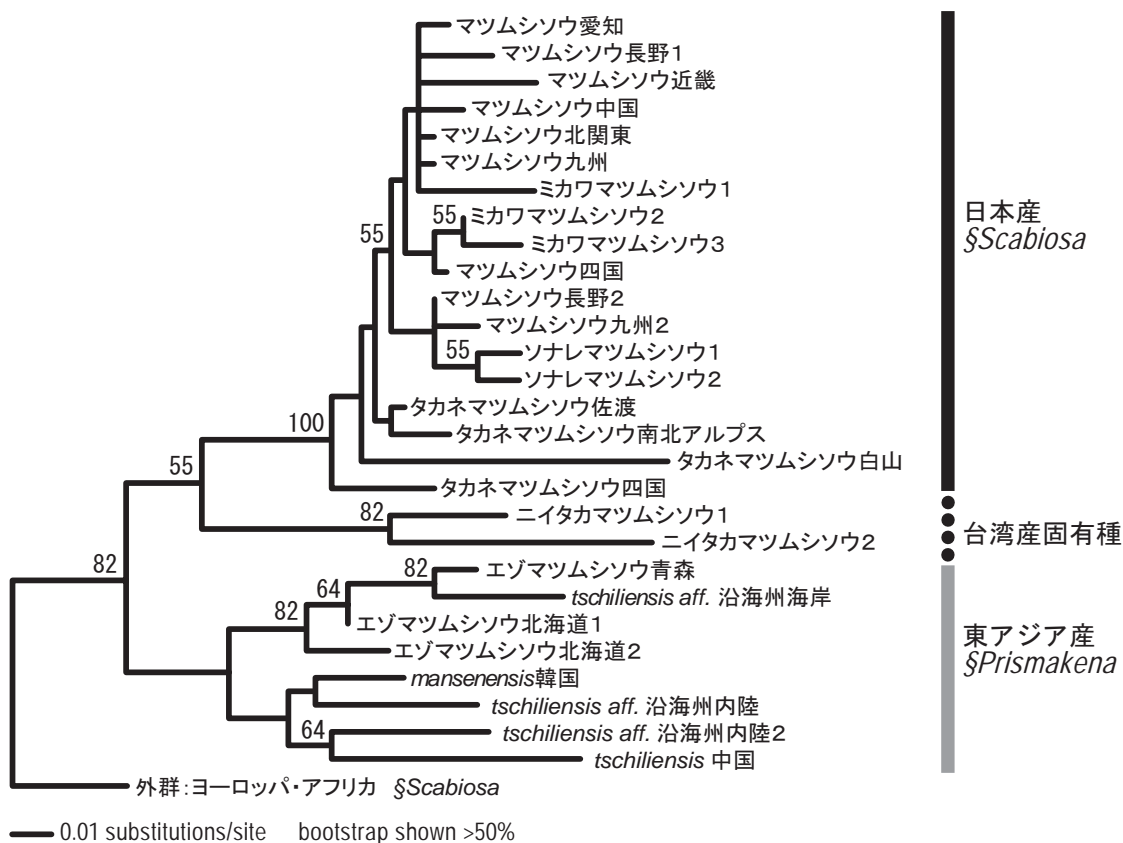


Fig. 5. Phylogeny of east Asian *Scabiosa* inferred from nDNA (ITS) and cpDNA [the petB intron, the trnG (UCC) intron, the petD-rpoA intergenic spacer, the trnV (UAC) -trnM (CAU)]. Maximum likelihood tree (Suyama and Ueda 2005 b, Suyama and Ueda in prep.). 核ITS領域および葉緑体イントロン・遺伝子間領域を用いた最尤法による東アジア産マツムシソウ属植物の系統樹。図中で省略した種名を以下に示す。Abbreviations of sample name in figure: tschiliensis = *Scabiosa tschiliensis*, tschiliensis aff. = a plant akin to *S. tschiliensis*, mansenensis = *S. mansenensis* f. *pinnata*.

発見した。また、マツムシソウ（広義）は一回繁殖型多年草であるのに対してエゾマツムシソウは多回繁殖型多年草であることや、マツムシソウ（広義）は冬季をロゼットで過ごすのに対してエゾマツムシソウは越冬芽を形成するという生態的特徴を新たに発見した。以上のことからエゾマツムシソウをマツムシソウとは異なる別種の独立種と認め、学名は *Scabiosa jezoensis* Nakai が正名となる（Suyama and Ueda 2007印刷中）。

また、エゾマツムシソウとマツムシソウ（狭義）は、両者を明確に区別できる形態特徴が指摘されておらず、国内外の植物標本庫各所においてエゾマツムシソウとマツムシソウ（狭義）の間の誤同定が数多く見られた。これに関連してマツムシソウ（狭義）が北海道に分布する（Hara 1952; 大井 1965; 北村他 1979; 北村 1981; 奥山 1983）か、分布しない（中井 1943; Hurusawa 1951; Yamazaki 1993）かについても長年意見の相違が見られた。しかし、本研究により、果実の被萼の形態で両者を明確に区別することが出来るようになった。改めて北海道で採集された標本を調査したところ、その大半はエゾマツムシソウであったが、確かにマツムシソウ（狭義）と同定できる標本を少数ながら確認したことから、マツムシソウ（狭義）は北海道まで分布することが明らかとなった（Japan, Hokkaido: Prov. Ishikari, Sapporo, S. Tamaki (TI); Hakodate, Akamura, Oct. 1915, Greatrex (SAPS); 29 July, 1890, Faurie 5766 (K); between Yunokawa to Akamura, 4 Sept. 1916, Greatrex (SAPS)）。ただし、いずれの標本も採集時代が古い（1890–1916年）ため、マツムシソウが北海道に現存しているかどうかは、再調査が必要である。

タカネマツムシソウはマツムシソウが「登山」したものではない：従来一般的に、タカネマツムシソウは「マツムシソウの高山型」とであると理解されてきた。しかし、分子系統解析（Fig. 5）で示された「日本の高山帯には、マツムシソウより分岐年代が古く、かつ系統の異なるタカネマツムシソウが個々に生育している」という事実と、林の中や高茎草本群落中には分布出来ないという本植物の生育特性から、タカネマツムシソウはマツムシソウよりも先に日本へ進出してきた、系統の異なるグループであると考えられる。この知見は「タカネマツムシソウとは、高所へ分布拡大してその環境に適応したマツムシソウである」との漠然とした考えを大きく覆すものである。

タカネマツムシソウは、本州・四国の高山帯に生育し、果実の萼刺が4 mm以上の長さであることにより他の分類群から区別されてきた（Yamazaki

1993）。従来マツムシソウと同定されつつも疑問視されることもあった佐渡島の金北山一帯に分布する集団は、分子系統解析ではマツムシソウよりもタカネマツムシソウに類縁性が高いという結果となった。そこで、改めて標本観察および現地調査を行った所、佐渡のマツムシソウは萼刺が3 mm程度の個体が多いが、地上高が低く、茎は短く、葉に光沢が有りやや厚い等の形態特徴がタカネマツムシソウと類似しており、大佐渡山地上部の稜線にある裸地にのみ生育することが判った。タカネマツムシソウは本州では2000 mを越す山岳地に見られる「高山植物」としての知名度が高く、四国の東赤石山等の産地は「1700 m程度の低い場所」であることが注目されてきた。しかし今回の再検討により「佐渡島では標高が更に低い、僅か1000 mでタカネマツムシソウが存在している」という新たな事実を認識することが出来た。

ソナレマツムシソウは単なる海岸生品種ではない：ソナレマツムシソウは中井（1943）の記載時より一貫して「海岸で矮小化したマツムシソウ」であり、マツムシソウの品種として捉えられていた。今回の分子系統解析では2産地のソナレマツムシソウが、他のマツムシソウ種群とは異なる遺伝的変異を共有していた。現地調査および標本の再検討を行った所、海岸から離れた山中でも短い茎・肥厚した葉・先の丸い葉裂片といったソナレマツムシソウの形態特徴を持つ集団が多く存在することが判明し、神奈川県・千葉県においてこれまでマツムシソウと思われていた集団の多く、および静岡県東部の山地帯に生育するものの一部はソナレマツムシソウであることを発見した。ソナレマツムシソウは種子からの肥育栽培を行っても、形態特徴に変化は見られなかった。また、栽培条件によっては多回繁殖を行う個体もあることを確認している。以上の特性から、ソナレマツムシソウはマツムシソウの単なる品種ではなく、少なくとも変種とするべきであろう。

マツムシソウ属植物は、日本へ南から北からやってきた：今回比較した東アジア産マツムシソウ属植物の中で、日本産マツムシソウ（広義）に最も近縁であったのは台湾産のニイタカマツムシソウ *Scabiosa lacerifolia* Hayataであった。本種は台湾の標高2000–3600 mの山地に固有な種で（Li 1998）、長年マツムシソウ属の一員とされてきたが、近年の研究においては幾つかの異なる見解が示されている。Verlaque (1986 a) はこの種を *Succisa* 属とした（但し、組み替えの記載が命名規約に則った正しいものではなかったため、ここで行った組み替えは無効である）。しかし、アジア産マツムシソウ属植物の一部を研究した Burt (1999) はニイタ

カマツムシソウについて、「形態は *Succisa* 属には当てはまらず、マツムシソウ属で良いが、マツムシソウ属植物の中でも形態が特異であることから、詳細研究後の結果によっては新たな節に分ける必要性があるかも知れない」としている。その後、東アジア産の数種のマツムシソウ科植物を観察して *Pterocephalodes* 属を新たに記載した Mayer and Ehrendorfer (2000) は、ニイタカマツムシソウをこの *Pterocephalodes* 属に含めた。しかしこの属は Burt (1999) が記載した新属 *Bassecoia* とタイプ種 (バシオニム: *Scabiosa bretschnideri* Batalin) が同一であることから、命名規約上では非合法名となる。この様に分類議論的となっているニイタカマツムシソウは、マツムシソウ節とエゾマツムシソウ節の中間的な被萼の形態を持っている (Fig. 6)。分子系統解析においても、マツムシソウ科の解析 (Fig. 2) ではエゾマツムシソウ節、東アジア産マツムシソウ属の解析 (Fig. 5) ではマツムシソウ節の、

それぞれのクレード基部に位置する結果になったことから、ニイタカマツムシソウは東アジア地域のマツムシソウの種分化を考える際の鍵となる種であろう。

この分子系統解析の結果と植物の分布様式を考えると、マツムシソウ属植物が過去において日本へ進出した概略は、現在の所、以下の様に考えている。マツムシソウ (広義) は昔の台湾から中国南部にかけての、日本列島より南方の地域でマツムシソウ節から分化した。その中でタカネマツムシソウは比較的古いグループであり、複数回にわたって日本へ分布を拡大した一方で、狭義のマツムシソウは最も遅く日本へ侵入し急速に列島を北上して分布を広げた。また、エゾマツムシソウは朝鮮半島北部から中国東北部、沿海州地域にかけての地域に生育していたエゾマツムシソウ節の一群から派生し、現在の北海道・青森北部に伝播した集団である。エゾマツムシソウ節とマツムシソウ節は、マツムシソウ科の分子系統樹上において互いに姉妹群となって最末端

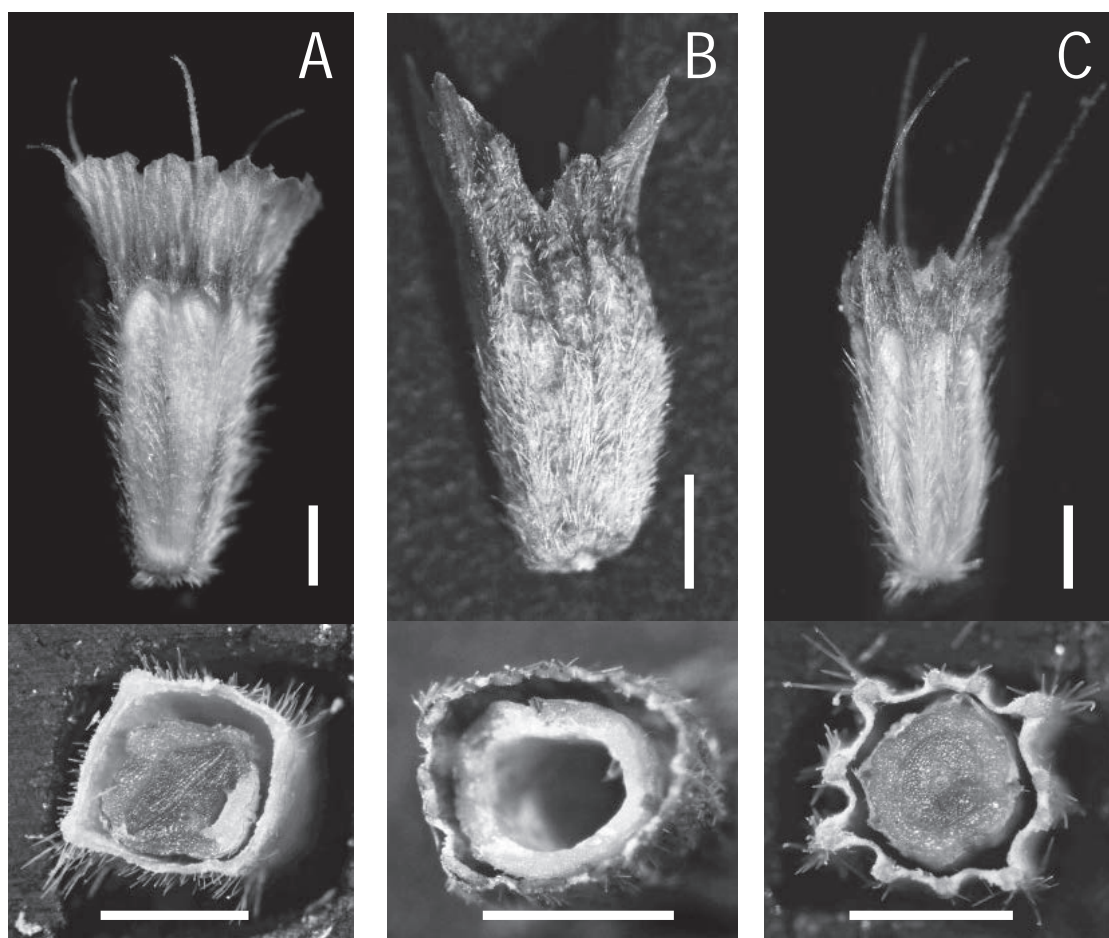


Fig. 6. Fruits morphology of *Scabiosa* plants. マツムシソウ属植物の果実形態. A: エゾマツムシソウ; B: ニイタカマツムシソウ; C: マツムシソウ. 上段: 側面; 下段: 横断面. 図中スケールバーは 1 mm. A: *S. jezoensis*; B: *S. lacerifolia*; C: *S. japonica*. Upper: lateral view; lower: transection. Scale bars = 1 mm.

に位置しており、系統樹からは分化の順番がどちらが先であるかの判断は出来ない。しかし、両者の分布を見ると、マツムシソウ節はヨーロッパからアジア大陸を横断して東アジア、および中央アジアからアフリカ大陸の南端まで達する広域分布グループであるのに対して、エゾマツムシソウ節の分布は極東アジアに限られていることから、恐らく後者は前者から派生して生じた一群と考えている。ここで、東アジアでは日本のマツムシソウ（広義）が唯一のマツムシソウ節植物であり、他は全てエゾマツムシソウ節であることが興味深い。

日本産マツムシソウ属植物 分類ノート

日本産マツムシソウ属植物の分類研究に際しての新知見、および特筆事項を記す。

マツムシソウの生活史：マツムシソウ（広義）は、一般に二年草（大井 1965；Yamazaki 1993；清水 1994）あるいは越年草（北村他 1979；北村 1981；奥山 1983）とされている。しかし、2年以上生育する個体の存在を中井（1943）が指摘し、また清水（1982）はタカネマツムシソウを「越年草または一稔性の多年草」としている。私は日本産マツムシソウ属植物の生育を確認するために、金沢大学植物園において2000年から6年以上継続して栽培実験を行っている。観察しているのは、1) 野外に自生する若い個体を採取し、植木鉢あるいはプランタ

ーで栽培したもの、2) 野外に自生する個体に結実していた種子を播種育成したもの、3) 前述1) 2) により植物園で栽培した個体に結実した種子を播種育成したものである。

この結果、上記1)～3)の全ての栽培条件において、マツムシソウ（広義）ではロゼットのままで2年以上生育する個体が多数観察された。このような個体の観察をさらに続けたところ、開花・結実した個体はその後全て枯死した。特に十分な養分を与えずに育てると年数を経ても植物体は小さいままで、開花することができない。しかし、野外観察では、花茎を付けた花期の途中で花茎を切除されたり、踏みつけや草刈り等に遭い地上部が大きく損傷した様な場合には、開花個体が次年まで生育を続けることもあった。また、ソナレマツムシソウは金沢で栽培している個体は開花後全て枯死しているが、自生地では大株となって数年にわたり多数の花を付ける個体も見られる（Fig. 7 A）。これらのことからマツムシソウ（広義）は基本的には一回繁殖型の多年生草本（monocarpic perennial herb）であり、開花に至る年数は生育条件によって変化するということがわかった。一方、エゾマツムシソウは開花結実した個体のほぼ全てが枯死しなかったことから、多回繁殖型の多年草（polycarpic perennial herb）であることが判明した。また、エゾマツムシソウは地上部付近の地下茎から新たなシュートが生じて株は多

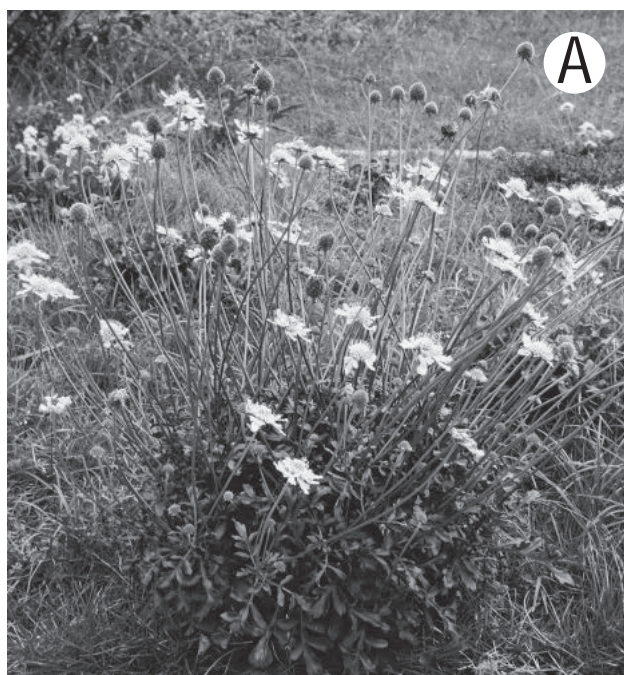


Fig. 7. Large individuals of *Scabiosa japonica* var. *littoralis* (A) and *S. jezoensis* (B). Both having multi-headed root (shown by arrowhead in B). 地下茎が多頭性を示すソナレマツムシソウ (A) およびエゾマツムシソウ (B) の大型個体。どちらも地下茎が多分岐している (B 中に矢印で示す)。

頭性を示し、生育年数の長い個体は花茎が叢生する (Fig. 7 B)。これに対してマツムシソウ (広義) では根茎が多頭になることはないため、一個体の花茎は一本のみである。エゾマツムシソウの生育型の特徴は中井 (1943) も記述していたが、その後の文献や図鑑類では全く言及されていない (大井 1965; 北村 他 1979; 北村 1981; 奥山 1983; Yamazaki 1993; 清水 1994)。

また、通年栽培による観察の結果、マツムシソウ (広義) とエゾマツムシソウは越冬状態に相違があることを新たに確認した。マツムシソウ (広義) は、種子から発芽した後、ロゼットで生長を続け、成熟すると花茎を形成して開花後に枯死する。花期は夏～秋である。開花しなかった未成熟個体はロゼットのまま越冬する (Fig. 8 A-C)。しかし、エゾマツムシソウは、花期はマツムシソウ (広義) と同様に夏～秋であるが、越冬前の晩秋には、非開花個体・開花個体共に地上部が枯死して越冬芽を形成することが新たに判明した (Fig. 8 D)。越冬芽による越冬はエゾマツムシソウだけに見られた。このことは、金沢大学植物園において3年間継続して観察された。またこのエゾマツムシソウの越冬芽による越冬は、北海道様似郡様似町の自生地においても確認されている (田中正人氏、私信)。

種子は秋に地上に散布される。成熟種子を採り播きしてその発芽はターンを観察すると、すぐに発芽するものと翌年の春に発芽するものが混在している。

さらに長期にわたって休眠するものがあるようである。林を切り開いて草原に戻した所、近隣に分布していないにも関わらずマツムシソウが出現したという事例をしばしば聞く。ここで、本植物の種子は比較的大型な瘦果であるため種子散布は自然落下であり、鳥や風などによる長距離分散は無いと考えられていることから (Ulbrich 1928; Ehrendorfer 1964 a, 1964 b; Verlaque 1986 b; Mayer 1995), マツムシソウの種子は比較的長期の休眠が可能であると思われる。

花序の形態と開花順：前述の様にマツムシソウ属植物は十分に成長した個体は夏～秋にかけて花茎を形成する。日本のマツムシソウは通常1個体に1つ、エゾマツムシソウ (稀にソナレマツムシソウ) は根茎の地上部が多頭となるため、1から複数の花茎をつける。花茎は節で二出分枝し、複数の頭花をつける (Fig. 9 A)。一個体に複数の花を持つ花序を形成する植物のほとんどは、有限花序か無限花序のいずれかである。仮軸分枝によって形成される集散花序の形態を持つものは、一般に花は頂花から下へ向かって咲き進む有限花序 (遠心性花序) であり、単軸分枝で形成される総房総状花序の形態を持つものは、花茎の下から上へと先進む無限花序 (求心性花序) である (Gifford and Foster 1989; 長谷部他監訳 2002)。マツムシソウ属では1個体が形成する花序全体中での頭花間の開花順は一定であり、

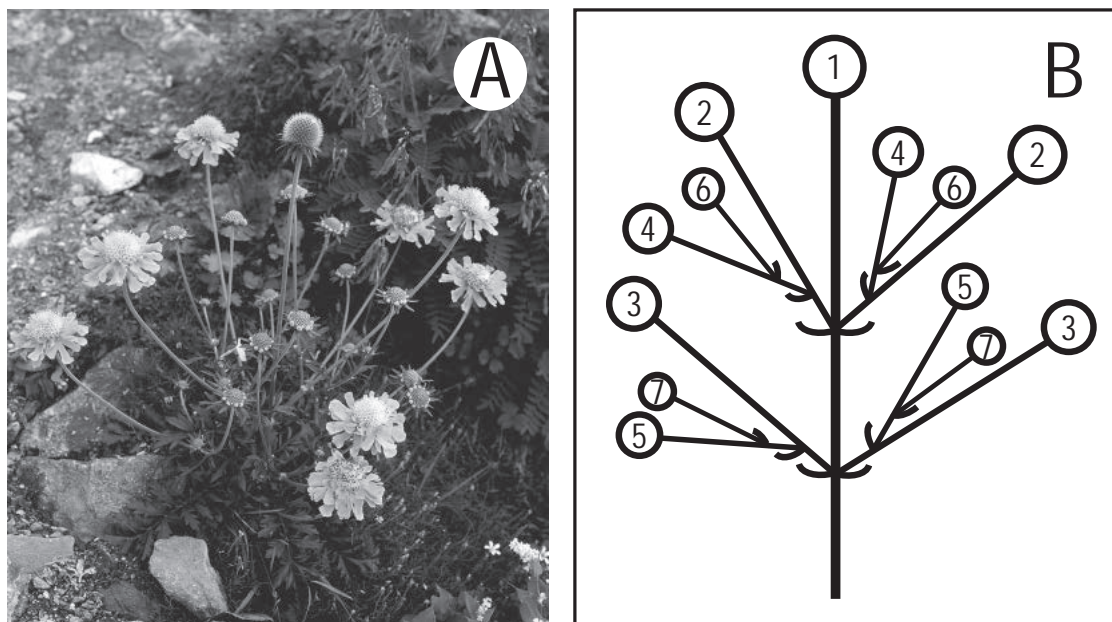


Fig. 9. Terminate inflorescence of *Scabiosa* plants and its order to open. A: *S. japonica* var. *alpina*; B: opening order of heads in terminate inflorescence. マツムシソウ属植物の花序とその頭花の開花順。A: タカネマツムシソウ; B: 花序中における頭花の開花順。花序全体は有限的に開花する。

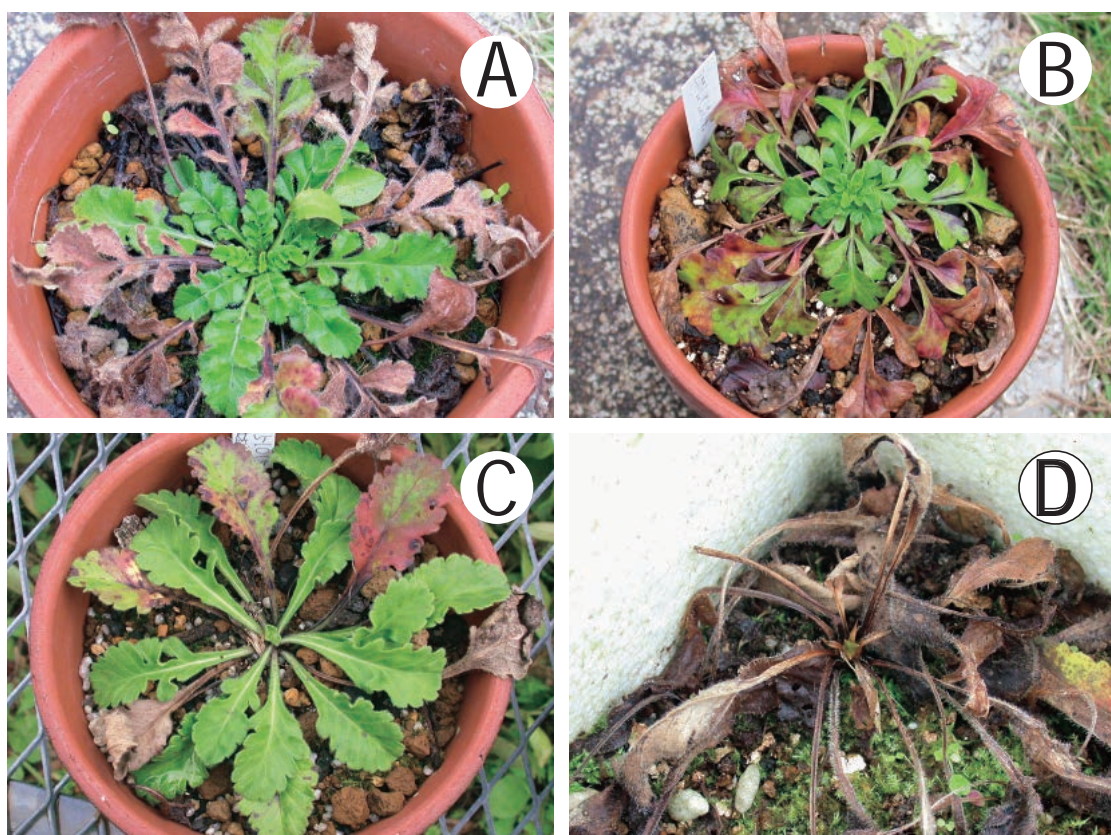


Fig. 8. Wintering form of *Scabiosa* plants in Japan. A-C: *S. japonica* (A: var. *japonica*; B: var. *alpina*; C: var. *littoralis*), D: *S. jezoensis*. 日本産マツムシソウ属植物の越冬形態. A: マツムシソウ; B: タカネマツムシソウ; C: ソナレマツムシソウ; D: エゾマツムシソウ.



Fig. 10. Flowering stages of the head of dichogamous *Scabiosa japonica*. A: opening stage (photo shows the case that outer ligules and inner florets in a head opening at the same time); B: male stage; C: female stage subsequent to male stage. マツムシソウ頭花の開花段階と雌雄異熟性. A: 開花開始期 (写真は頭花外側の舌状花と中心部の小花が同時に咲き始めた場合); B: 雄性期; C: 雄性期に続く雌性期.

Fig. 9 B に示す通り、分岐順の早い頭花から遠心的に開花していく。1 個体の開花期間は、付ける頭花の数により異なるが、2-3 週間から、長いものでは 1-1.5 ヶ月程である。また、イギリス王立キュー植物園の野外圃場で栽培されているヨーロッパ、アフリカのマツムシソウ属植物約 20 種 (*Scabiosa africana*, *S. argentea*, *S. atropurpurea*, *S. canescens*, *S. columbaria*, *S. cosmoides*, *S. graminifolia*, *S. incisa*, *S. lucida*, *S. maritima*, *S. minoana*, *S. ochroleuca*, *S. prolifera*, *S. silenifolia*, *S. songorica*, *S. speciosa*, *S. triandra* 他) を 2002 年 5 月から 2003 年 1 月の期間に観察した結果、花期は日本のものと同様に夏から秋であった。

マツムシソウの頭花は多数の小花からなり、中心の小花は筒状花、周辺の花は、花冠裂片の一部が長く伸びた舌状花となる。マツムシソウの頭花における小花の開花順を見ると、周辺の舌状花から開花が始まり中心へと咲き進むことが多いが、頭花の中心と周辺の舌状花が同時に咲き出すのも多数観察される (Fig. 10 A)。このことは、マツムシソウの花茎全体が集散花序であって、花茎主軸からの分岐順の早いものから遅いものへと遠心的に開花していく一方で、頭花内の小花の開花順は、頭花ごとの開花順と同様であるならば中心から周囲へと遠心的に咲き進むべきところを、頭花周辺の舌状花がより早く開花していると捉えることができる。また、マツムシソウ科ナベナ属では花茎全体はマツムシソウ属同様に集散花序である。中でもナベナ節植物の頭花はマツムシソウ属植物と比べて 1 頭花あたりの小花数がより多く、円錐形で大型となり (Fig. 11 A)、頭花周辺の小花は舌状花とはならない。ナベナ属植

物では頭花間の開花順はマツムシソウ属と同様に遠心的である一方で、観察例は少数であるが、頭花内での小花の開花順が Fig. 11 B, C に示した様々な咲き方をするうえに、個体内で一定していない場合も観察している。

雄性先熟と自家和合性：マツムシソウ属植物の筒状花・舌状花は共に両性花であり、どちらも良く結実する。頭花内の小花が開花していく様子を観察した結果、この属の植物は明瞭な雄性先熟であることを確認した。則ち、小花は開花時に先ず雄蕊を花冠より長く伸張させ、葯が裂開して花粉が散布された後に葯が花糸より脱離して花糸が萎れる。一方、雌蕊は葯が脱離する頃までは花冠の内部にあるが、その後急激に花冠の外へ伸張する (Fig. 10 B, C)。それぞれの開花ステージの正確な時間数のデータを測定してはいないが、1 頭花中の最初の花が開き始めてから全ての小花が咲き揃うまでに 2-3 日かかり、咲き始めから雄性期の終了までが 4-5 日間あり、その後雌性期が数日間続いた後、柱頭と花柱が萎れていく。この進行状況は、気温や日照条件に大きく左右される。先に述べた様に 1 個体には複数の頭花が付き、それらの開花時期には差があるために、結果として 1 個体に未開花で蕾の頭花、雄性期の頭花、雌性期の頭花、および結実した頭花が混在する時期が長い。

また、日本産マツムシソウにおける自家不和合性の有無を調べる目的で人工授粉実験を 2000 年に行った。訪花昆虫を避けるために頭花全体を薄いパラフィン紙で被い、条件を変えた以下の受粉実験を行った。

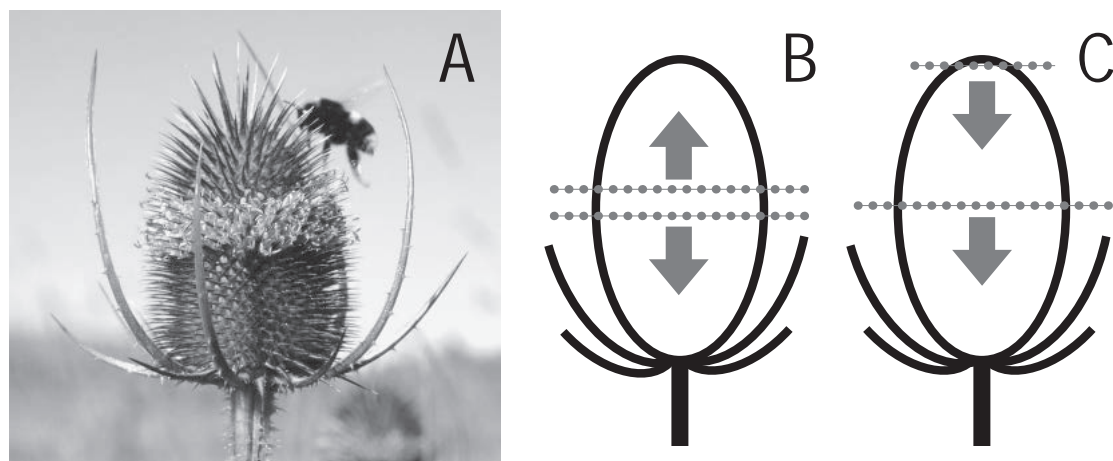


Fig. 11. Head of *Dipsacus fullonum* (A), and diagrams of florets opening in a head of *Dipsacus* plants (B, C). Two different opening sequences were observed. オニナベナの頭花 (A)、およびナベナ節植物の頭花における小花の開花順 (B, C)。異なる二通りが見られる。

- 1) 開花直前の5個体それぞれ複数個の頭花全体に袋掛けをし、開花期間中静置した。この条件下では、全ての頭花は種子が結実しなかった。
- 2) 同様にして袋掛けをした5個体それぞれ複数個の頭花を、開花期間中に袋を掛けたまま数回揺すって自家受粉を促した。この条件下では、全ての頭花に種子が結実したが、1頭花当たりの結実率にはばらつきが見られた(約50-90%)。
- 3) 開花1-2日前の蕾の小花から、ピンセットで一頭花の葯を全て取り除いた後、頭花全体に袋掛けをして放置し、授粉をさせなかった頭花には種子が付かなかった。しかし、いくつかの頭花中に少数の結実が見られた。この条件下での結実の原因には、袋内への微少な訪花昆虫の侵入、除雄作業時の花粉混入、外部からの刺激による無配生殖等の可能性が考えられる。

一般的に、両性花での雌性期／雄性期の分離(雌雄異熟)は自家受粉をさけるためのシステムとして考えられている(Silvertown and Charlesworth 2001)。マツムシソウは、前項で述べたとおり明瞭な雄性先熟を示すが、今回の人工授粉実験結果により、少なくとも自家花粉による受粉での種子生産は可能であり、自家不和合性を持たないことが判明した。

訪花昆虫：日本産マツムシソウ属植物、およびマツムシソウ科全般の花は目立つ頭花をつけることに加えて芳香を持ち、開花時には多くの訪花昆虫を引きつけている。訪花昆虫の詳細な研究は行っていないが、自生地および植物園での栽培個体の観察では、チョウ類、ハチ類、ハナアブ類が開花した頭花に止まり熱心に吸蜜を行っていた他、アリ類、ハナムグリ類、アザミウマ類も観察された。本植物は、前述の通り雌雄異熟性を示すことと合わせ考え、花蜜や昆虫誘因成分へのエネルギー投資を行うことにより、自花受粉を避けて他花受粉を促していることがうかがわれる。

果実形態新用語の提案：マツムシソウ科は科内の分類、特に属や連の区分についての議論が多い分類である。植物全体は似通っているのに対して果実の細部構造が目立って分化していることから、本科の分類学的研究では重要な分類形質とされてきた。ところが、日本においてこの本科に特異な、「萼の更に外側で果実を包む構造」は、「小総苞」、「小苞片」、「副萼」等と様々に呼ばれ用語が統一使用されていない。これは日本で最初にマツムシソウ類が「玉毬花・まつむしさう」として記録されている和漢三才図絵(寺島1713)以降、今日までの分類史を辿ると明らかである(須山・植田2007印刷中)。「小総

苞」は現在、主に複散形花序を付けるセリ科植物において小散形花序の基部に付く苞(二次苞 secondary bract)を指す用語である。また、マツムシソウ科植物の頭花の外周には数枚-数十枚の総苞片 involucre があり、種によってはその大きさに大小があることから、小総苞という用語を本科で使用すると「小型の総苞片 small involucre」の意味と紛らわしい。そもそも「総苞」は頭花花序等のコンパクトな花序全体の最基部に着く複散片全体を示す用語として定義される(キク科、マツムシソウ科、ドクダミ科、サトイモ科、ミズキ科等)。従って、本科の現在の1小花は少数の花が短縮して生じたものであったとしても、頭花の外周には葉状の総苞片があることから、各小花にあるこの果実の構造は花序全体の最基部ではないため、「総苞」に由来する「小総苞」という用語を用いるのは不適當である。また、「小苞」および「小苞片」という用語は、腋に枝を持たず、花柄上に着く小さな苞 bracteole を指す。このため、頭花の花床に鱗片状-葉状の小型の苞を持つ(時に消失する)本植物では、この小苞片との混乱を招きやすい。バラ科植物のオランダイチゴ属・ヘビイチゴ属等では、萼が二輪ある様に見えるうちの外輪を「外萼又は副萼」と呼ぶが、この外萼は本来の萼の托葉が葉状化したもので、被萼とは由来の異なる器官であるため、両者を区別して異なる用語を用いることが望ましい。また、萼の外側にあって花器官を保護する働きがある、アオイ科のゼニアオイ属・フヨウ属の小苞由来の構造(副萼)と比較すると、マツムシソウ科ではこれが萼筒の周囲を完全に被う点が特異である。この様に従来の用語は、本科植物の複雑な頭花の構造において形態学的には不適切であることからマツムシソウの果実構造を指す用語としては、新たに「被萼」という語を提唱する(須山・植田2007印刷中)。

タカネマツムシソウの正しい命名者名：タカネマツムシソウ *Scabiosa japonica* var. *alpina* の命名者名は、これまでの多くの文献において Takeda とされている(大井・北川1983; 北村他1979; 北村1981; 牧野・小野他1989; Yamazaki 1993)。しかし、タカネマツムシソウの学名の用法については、以下の注意を要する。武田は1932年に「高山植物写真圖聚(高山植物写真図集)」の中で、一つの写真に基づいてタカネマツムシソウを記載し、これに *S. japonica* f. *alpina* の学名を用いた。武田はその後、1935年に出版された「動物及び植物」において、分類ランクを移動するとの記述は無いものの、この武田(1932)と明らかに同一の写真(同じネガの裏焼写真と思われる)を、*S. japonica* var.

alpina とした。よって国際植物命名規約（第 49 条 1）に基づき、タカネマツムシソウの学名において、これを変種とする場合、バシオニムである *S. japonica* f. *alpina* Takeda (1932) が 1935 年にランク移動されたものと見なし、その命名者名は正しくは *S. japonica* var. *alpina* (Takeda) Takeda と記されるべきである。さらに、文献調査の結果、武田 (1935) より早くに、村井 (1935) が青森博物研究会会報の中でこのタカネマツムシソウを変種として扱っていることも判明した。この青森博物誌の出版は 3 月であり、武田 (1935) より約 3 ヶ月早く発表されているため、出版順から判断すれば、国際植物命名規約（原則 4）が定めるところの先取権によりランク移動の先取権は村井にある。これまでの文献では、中井 (1943) が唯一、*S. japonica* var. *alpina* (Takeda) Murai を採用していた（ただし、中井 (1943) はこの引用の際に、村井 (1935) の発表日を 1935 年 1 月としている）。しかし、村井 (1935) の論文が掲載された青森博物研究会会報を収蔵する機関は青森立図書館と国立科学博物館のみである（国内図書検索システム NACSIS WebCat の所蔵検索結果による）。本書の各機関への収蔵状況を調べ

るには更なる調査を必要とするが、所持している分類学関連機関は状況から判断して恐らく非常に少ないと思われる。このため、村井 (1935) は出版時期は武田 (1935) より早いものの、その出版物の普及率が非常に低いことから、国際植物命名規約（第 29 条 1）にある「有効出版」の条件を満たさない可能性が高いと判断し、タカネマツムシソウの命名者名は (Takeda) Takeda とした。

Scabiosa lachnophylla の誤認：東アジア地域に関するマツムシソウ属の分類学的文献や植物誌を詳細に見ると、1950 年までの期間に日本の研究者によって多数の新種が記載されたが、その後分類の再検討や学名の整理等がなされ無いま以降の論文等に引用され続けて現在に至っていることが判る。例えば、沿海州地域に広く分布するマツムシソウ属植物には一般に *Scabiosa lachnophylla* Kitagawa 1935 とされているが (Bobrov 1957; Verlaque 1986 a; Mayer 1995; Mayer and Ehrendorfer 2000)、この地域に生育する植物は標本および現地調査から *S. lachnophylla* とは全く異なるものであることを確認した。ロシアで出版された *Flora of*

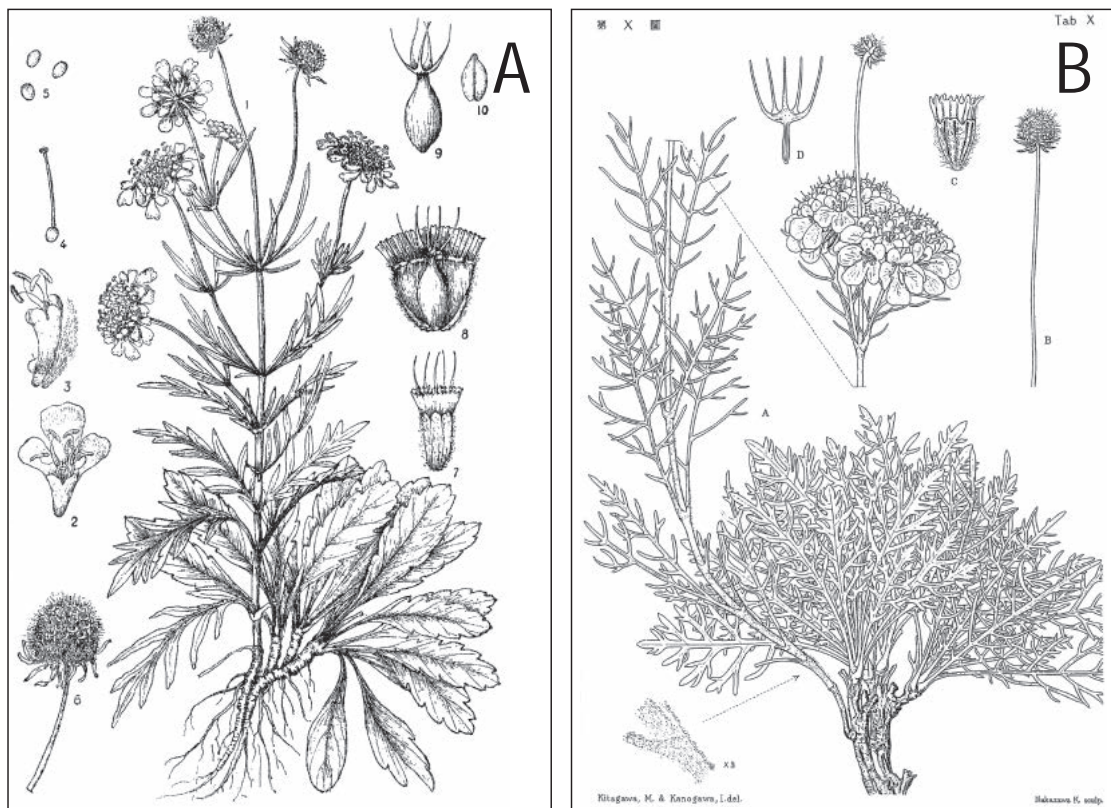


Fig. 12. Illustrations of '*Scabiosa lachnophylla*' in Bobrov (1957) (A), and of *S. lachnophylla* in its original description (Kitagawa 1935) (B). Bobrov (1957) に掲載の '*Scabiosa lachnophylla*' の図版 (A)、および *Scabiosa lachnophylla* の原記載 (北川 1935) にある図版 (B)。

Russia (Bobrov 1957) では、「東アジア地域に生育するマツムシソウ属植物は、*Prismakena* 節に分類される *S. comosa* と '*S. lachnophylla*' の 2 種であり、中国北部・韓国・日本で記載された、*S. hopeiensis*, *S. hairalensis*, *S. austromongolica*, *S. mansenensis*, *S. togashiana*, *S. zuikoensis*, *S. tschiliensis*, *S. superba* 等もこの節に含まれる」としている。しかし、Bobrov (1957) に掲載されている '*S. lachnophylla*' のイラスト (Fig. 12 A) は *S. lachnophylla* のタイプ標本 (Nakai, Honda, Kitagawa, s.n. 30 Sept. 1933. 旧満州 翁牛特區 ボルデン湖畔 (TI!) Fig. 12 B) とは全く異なり、さらにその形態特徴についての「地下茎は多頭、根出葉は全葉から頭大羽状裂、茎葉は頭大羽状裂する」との記述も *S. lachnophylla* に当てはまらない。本植物は全体が長軟毛に濃く覆われ、根出葉においても葉は線状に細裂するのが大きな特徴であり、舌状花もあまり伸張しない。中国植物志 (He 1986) ではこの植物について、「株が灌木状になる、植物全体が短く湾曲した柔毛に覆われる、葉は線状に細裂する」といった記述がされていることから、タイプ標本および本分類群の特徴が正しく認識されていることが判る。原記載者の北川はこの *S. lachnophylla* を後に *S. comosa* の変種としている (Kitagawa 1940)。

生育環境：一般にマツムシソウ属植物は、日当たりの良い開けた場所を生育地としている。亜高山帯の森林限界より上部に生育するタカネマツムシソウは、全体に草丈が低い草地、砂礫地の他、岩場の割れ目にある僅かな隙間に根を下ろして生育することもある。海岸地帯に生育するソナレマツムシソウも同様である。マツムシソウは、他の植物と混生する場合、ロゼット状で生育する本植物が完全に他の植物に被われてしまわない様な高原の草地、崩壊地や登山道沿いで全体的に草丈の低い草地などに好んで生える。また、石灰岩地・蛇紋岩地等、超塩基性岩の作用で植生が貧困であるような場所にも好んで生える。マツムシソウの変種であるミカワマツムシソウは、東海地方の低地・丘陵地の蛇紋岩地に多く見られる。本地域は地史的要因により崩壊地が多く (植田 1993)、そもそもマツムシソウ属植物の生育に適した裸地が小規模ながら地域全体として継続的に存在していた場所であったと考えられる。加えて、か

つての里山環境ではこれら草原性植物の生育に適度である様な草地管理が人により行われることにより、その生活環境が保たれてきたのであろう。しかし、東海丘陵地帯のミカワマツムシソウのみならず、近年この様な場所の変化により、草原性植物は全国的に減少してきている (日本分類学会編 1993)。

マツムシソウ属植物は生育に適した環境では群生することも多く、秋になると一斉に大型で美しい花を咲かせることから、自然観察の観光地等では「秋の高原を彩る花」、*「秋の高山植物の女王」* などと称されて宣伝されることも多い。日本全国各地の「マツムシソウの名所」を紹介する書籍が出版され (北隆館 1993)、旅行会社では「マツムシソウ・ウォッチング・ツアー」が開催されている程に、人々の関心は高い。さらには、観賞用の山野草として人気が高いことから、多くの個体が採取され生育数が減少している場所も多く、特に中部以西の近畿・四国・九州では、元々小規模であった自生が多いため減少傾向が著しい様である。各地の現地調査を行っている最中に会った、地域で長年自生地を観察している人々から、「かつてはもっと多く咲いていたのに、採られてめっきり少なくなってしまった」との嘆きを伺ったことも幾たびであった。マツムシソウは一回繁殖型の植物であるため、根ごと掘り採られることはもちろん、花を楽しむために花茎を切られることも確実にその集団の個体数減少に繋がる。一方でさらに困るのは、「美しい郷土の自然を護りましょう」といった標語の下に、産地の異なる種子を野外へ播く、または育てた苗を異なる自生地へ植え付けるといった行為である。そしてこれらが「遠方からわざわざ種子を取り寄せてまで野外に咲く美しい花を守り育てる美談」として取り上げられる例をしばしば目にする。産地の異なる植戻しは実は重大な人為的遺伝子汚染であり、結果として各地域の植物が保持する遺伝子情報を損なわせ得る自然破壊行為であるとの認識が不足しているために起こる問題である。この様な「自然を慈しむ善意の植戻しによる遺伝子汚染」を防ぐためには、「同種内でも異なる地域の集団間には遺伝的に異なる系統が存在する場合もあるので、例え見た目には違いが無くとも、人為的に生息地を攪乱し、各系統の持つ遺伝子情報を破壊してはならない」ということを一般に広く啓蒙教育していく必要性を、植物自然史の研究に携わる者として切に感じている。

日本産マツムシソウ属植物検索表

A. 被萼は四角柱型、深い縦溝は無い。葉は革質で光沢があり、根出葉および下部茎葉の裂片は鋭頭。多年生草本で地下茎の地上付近が多頭となる。【エゾマツムシソウ節 *sect. Prismakena* Bobr.】

1. エゾマツムシソウ *Scabiosa jezoensis*

A. 被萼は円柱型、8-10本の深い縦溝が有る。葉は草質あるいは革質、根出葉および下部茎葉の裂片は鋭頭ではない。基本的には一回結実性多年生草本。【マツムシソウ節 *sect. Scabiosa*】

B. 葉は草質～やや革質、裂片は鈍頭。茎は地上高の半分以上。根出葉は花期に無いことが多い。

C. 頭花は直径が (2.5-) 4-5 cm, 舌状花は大型で多数 (6-16), 小花数は多く (30-) 60-100 (-160)。茎葉は頭大羽状中裂～羽状中裂。

2. マツムシソウ *S. japonica* var. *japonica*

C. 頭花は小型で直径が 1-2 (-3.5) cm, 頭花周囲の舌状花は無いか小型のものが少数 3-5 (-8), 小花数は少なく 15-30 (-50)。茎葉は羽状細裂し裂片は細い。東海地方の低地・丘陵地に生育。

3. ミカワマツムシソウ *S. japonica* var. *breviligula*

B. 葉は革質で光沢があり、裂片は丸く切れ込む。茎は短く数 cm～地上高の半分以下。花期に根出葉が多く残る。

C. 果実期の萼刺は長さ 1-3 mm。静岡西部および関東の海岸から山地にかけて生育。

4. ソナレマツムシソウ *S. japonica* var. *littoralis*

C. 果実期の萼刺は長さ 4 mm 以上。本州・四国の高山、または山地の樹林帯より上にある草地・砂礫地に生育。

5. タカネマツムシソウ *S. japonica* var. *alpina*

終わりに

エゾマツムシソウは単なる地方変異とされており、時には図鑑に掲載さえされていなかった。しかし、「果実の被萼が四角柱・無溝型 (マツムシソウは円柱・深8縦溝型)」という重要な特徴形質が認識されたことによりマツムシソウとは別節に分類されることが決定づけられた。これは、予備実験として行った PCR-SSCP 法においてエゾマツムシソウはマツムシソウ種群との遺伝的差異が非常に大きい結果となったため、「これだけ違うのなら、何か有るはず」とこだわって連日標本を眺めていた際、うっかり台紙から溢した果実を拾い集めながら発見したことである。また、栽培実験によりエゾマツムシソウが多年生であることを見出したのも驚きであった。植物園で栽培を始めた年の晩秋、他のマツムシソウはロゼットで過ごしている中、エゾマツムシソウの葉が次々と萎れ、「せっかく採集してきた植物を枯らしてしまった」と大いに落胆した。枯れた株の中心数ミリに残った緑色の部分を嘆息しながら眺めていた所、翌春にそこから葉が伸びてきた時の嬉しさは格別であった。標本調査では、対象種の形態的特徴やその変異の幅、分布域や開花結実期などの基本情報を得ることができる。また、研究者による分類群の認識の違いや時代変遷が見えてくる。ラベルの隅に手書きで記された「？」の印や、種名を何度も書き直してある様な標本等は先人達が残してくれた

‘分類問題のサイン’であり、そこで立ち止まり自分の出したデータや観察したことを考え合わせてみた時、漠然と感じていた疑問がはっきりとした形となり解決への方向性が定まったことも多々あった。

これらマツムシソウ分類の研究を通じて、多くの先達が積み上げてきた標本や情報に深い敬意の念を抱くと共に、時間・場所の隔たりを超えて同じ植物の面白さを共有できる分類学の醍醐を味わえたことに喜びを感じます。そして本研究に関し始終ご指導下さいました金沢大学の植田邦彦教授には心より感謝申し上げます。同じく木下栄一郎、小藤累美子両博士ほか植物自然史研究室の方々、および千葉大学綿野泰行教授、筑波大学石田健一郎博士には有益なご助言・ご協力を頂きました。塩基配列解読作業では金沢大学学際科学実験センター遺伝子研究施設、金沢大学医学部実験研究施設 (原田真市博士)、国立自然科学研究機構基礎生物学研究所 (長谷部光泰教授他皆様) の各研究機関、および実験栽培等では金沢大学自然計測応用研究センター植物園 (浦村聰氏、中村俊一氏) に大変お世話になりました。また、イギリスのキュー標本館 (The Herbarium, The Royal Botanic Gardens, Kew) への留学中には K. R. Brummitt, D. J. N. Hind 両博士に研究全般に関して、Horticulture section のスタッフの方々には栽培植物の採集に関して大変お世話になりました。そして植物の分類に関する興味知識の基礎を培って

頂きました富山大学理学部の鳴橋直弘教授、岩坪美兼博士、東京女子大学小島覚元教授、豊橋市自然史博物館スタッフの方々、および常日頃植物に関する様々な知識・情報やお励ましを下さる本学会会員の諸先輩方始め、現地調査、資料収集、植物標本庫調査時にご協力下さいました皆様へ、この場を借り改めてお礼申し上げます。本研究の一部を、笹川科学研究助成金(No. 13-192)に助成していただき、また基礎生物学研究所長長谷部光泰教授との個別共同研究として実施しました。ここに記して感謝申し上げます。

引用文献

- Bobrov, E. G. 1957. Diagnoses Plantarum Novarum in Tomo XXIV Florae URSS Commemoratarum. (eds. Shishkin, B.K., and Bobrov, E. G.) Flora of the U.S.S.R. **XXIV**. 325. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moskva-Leningrad. (Translated from Russian, Israel program for scientific translations 1972)
- Backlund, A. 1996. Phylogeny of the Dipsacales. Acta. Univ. Upsaliensis. Comprehensive summaries of Uppsala dissertations from the faculty of science and technology, Uppsala.
- Backlund, A. and Nilsson, S. 1997. Pollen morphology and the systematic position of *Triplostegia* (Dipsacales). Taxon. **46**: 21-31.
- Bell, C. D., Edwards, E. J. Kim, S. -T. and Donoghue, M. J. 2001. Dipsacales phylogeny based on chloroplast DNA sequences. Harvard Pap. Bot. **6**: 481-499.
- Bell, C. D. and Donoghue, M. J. 2003. Phylogeny and biogeography of Morinaceae (Dipsacales) based on nuclear and chloroplast DNA sequences. Org. Divers. Evol. **3**: 227-237.
- Bell, C. D. 2004. Preliminary phylogeny of Valerianaceae (Dipsacales) inferred from nuclear and chloroplast DNA sequence data. Mol. Phylog. Evol. **31**: 340-350.
- Burtt, B. L. 1999. The importance of some Far Eastern species of Dipsacaceae in the History of the Family. In Tandon, R. K. and Prithipalsingh (eds). Biodiversity, Taxonomy and Ecology. 131-139 pp. Scientific Publishers, Jodhpur.
- Candolle, A. P. de. 1830. *Dipsaceae*. Prodr. **4**: 654-664. Paris (Treuttel et Wurtz), Strasbourg, London.
- Cannon, M. J. and Cannon, J. F. M. 1984. A revision of the Morinaceae (Magnoliophyta-Dipsacales). Bull. British Museum (Natural History). Botany ser. **12** (1).
- Caputo, P., Cozzolino, S. and Moretti, A. 2004. Molecular phylogenetics of Dipsacaceae reveals parallel trends in seed dispersal syndromes. Pl. Syst. Evol. **246**: 163-175.
- Cronquist, A. 1988. The evolution and classification of flowering plants. 2nd ed. 555 pp. The New York Botanical Garden, New York.
- Donoghue, M. J., Bell, C. D. and Winkworth, R. C. 2003. The evolution of reproductive characters in Dipsacales. Int. J. Plant Sci. **164** (5 Suppl.): S 453-S 464.
- Ehrendorfer, F. 1964 a. Cytologie, Taxonomie und Evolution bei Samenpflanzen. in Turill, W. B. (ed.) Vistas in Botany. 4. MacMillan Company, New York. pp. 99-186.
- Ehrendorfer, F. 1964 b. Über stammesgeschichtliche Differenzierungsmuster bei den Dipsacaceen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. (Sondernummer) **77**: 83-94.
- Eriksen, B. 1989. Notes on generic and infrageneric delimitation in the Valerianaceae. Nordic J. Bot. **9**: 179-187.
- Gifford, E. M. and Foster, A. S. 1989. 長谷部光泰・鈴木 武・植田邦彦監訳. 2002. 維管束植物の形態と進化 原書第3版. 643 pp. 文一総合出版, 東京.
- Hara, H. 1937. Preliminary Report on the Flora of Southern Hidaka, Hokkaido (Yezo). XXIII. Bot. Mag., Tokyo. **51**: 893-894.
- 原 寛. 1940 a. 米國腊葉室便り(其四). 植研 **16**: 154-162.
- 原 寛. 1940 b. 訂正. 植研 **16**: 381.
- Hara, H. 1952. Dipsacaceae. Enumeratio Spermatophytarum Japonicarum Pars Secunda. 73-74 pp. Iwanami shoten, Tokyo.
- He, S. Y. 1986. Scabiosa. Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志) **73** (1): 72-84. Science Press, Peiking. (中国語)
- Hidalgo, O., Garnatje, T., Susanna, A. and Mathez, J. 2004. Phylogeny of Valerianaceae based on *matK* and ITS markers, with reference to *matK* individual polymorphism. Ann Bot. **93**: 283-93.
- 北隆館. 1993. 日本列島花 maps 花の旅「マツムシソウ」. 95 pp. 北隆館, 東京.
- Hurusawa, I. 1949. Spicilegium plantarum Asiae

- Orientalis (II). Bot. Mag., Tokyo. **62**: 43-48.
- Hurusawa, I. 1951. *Spicilegium plantarum Asiae Orientalis* (3). Journ. Jap. Bot. **26**: 90.
- 井上 健. 1997. マツムシソウ科. 清水建美監修. 長野県植物誌. 1052-1053 pp. 信濃毎日新聞社本部, 長野.
- 伊藤圭介. 1873. リンバウキク. 山城部 上 20. 日本産物志.
- 岩崎 (灌園) 常正原著. 1830-1844. 飯田蔵太郎編集. 1916-1922. 本草圖譜. 本草圖譜刊行会, 東京.
- 貝原益軒. 1694. 益軒会編. 1943. 花譜. 益軒全集刊行部, 東京.
- 貝原益軒. 1709. 大和本草. 卷之六草之二.
- 北川政夫. 1935. 第一次満州学術調査研究団報告. **4** (2): 31-34.
- Kitagawa, M. 1939. *Lineamenta florum Manchuricae*. Rep. Institute of Scientific Res., Manchoukuo. **3**: 413.
- Kitagawa, M. 1940. *Materials to the Flora Eastern Asia III*. Report of the Institute of Scientific Res., Manchoukuo. **4** (7): 113.
- 北村四郎・村田 源・堀 勝. 1979. マツムシソウ科. 原色日本植物図鑑合弁花類 I. p. 100. 保育社, 大阪.
- 北村四郎. 1981. マツムシソウ科. 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・巨理俊次・富成忠夫編集. 日本の野生植物草本 III. p. 148. 平凡社, 東京.
- Konta, F and Matsumoto S. 2006. New or interesting angiosperms from Suzaki, Shimoda city, central Japan. Bull. Natl. Sci. Mus., Tokyo, B. **32**: 35-45.
- Li, H. -L. 1998. *Dipsacaceae*. Flora of Taiwan 2nd ed. **4**: 773-774. Editorial committee of the Flora of Taiwan: Department of Botany; National Taiwan University, Taiwan.
- 牧野富太郎. 1989. まつむしそう科. 小野幹雄・大場秀章・西田 誠改訂増補. 改訂増補牧野新日本植物図鑑. 723-724 pp. 北隆館, 東京.
- Mayer, V. 1995. The epicalyx in fruits of *Scabiosa* and *Tremastelma* (Dipsacaceae): Anatomy and ecological significance. Bot. Jahrb. Syst. **117**: 333-357.
- Mayer, V. and Ehrendorfer, F. 2000. Fruit differentiation, palynology, and systematics in *Pterocephalus* Adanson and *Pterocephalodes*, gen. nov. (Dipsacaceae). Bot. J. Linn. Soc. **132**: 47-78.
- 村井三郎. 1935. 津軽半島突端龍飛岬の植物相 (概報). 青森博物研究会会報 **1**: 55.
- 中井猛之進. 1909. まつむしさうノ学名. 植物学雑誌 **267**: 162-163.
- 中井猛之進. 1943. 東亞植物拾遺 (其二十七) 日鮮滿ノまつむしさう属植物 (臺灣ヲ除ク). 植物研究雑誌 **19**: 265-278.
- 日本分類学会編 1993. レッドデータブック 日本の絶滅危惧植物. 141 pp. 農村文化社, 東京.
- Nishizawa, T. and Watano, Y. 2000. Primer pairs suitable for PCR-SSCP analysis of chloroplast DNA in angiosperms. J. Phytogeogr. Taxon **48**: 63-66.
- 大場達之. 2003. マツムシソウ科. 千葉県の自然誌. 別編 4. 千葉県植物誌. 千葉県史料研究財団 (編). 559-560 pp. (photo 554, pl. 1034). 千葉日報社, 千葉.
- 大井次三郎. 1965. マツムシソウ科. 改訂新版日本植物誌顕花篇. 1273-1274 pp. 至文堂, 東京.
- 大井次三郎・北川政夫. 1983. マツムシソウ科. 新日本植物誌顕花編. 1418-1419 pp. 至文堂, 東京.
- 奥山春季. 1983. まつむしそう. 新訂増補原色日本野外植物図譜 3 秋から冬. p. 303. 誠文堂新光社, 東京.
- 小野蕙畝. 1842. 山蘿蔔. 救荒本草啓蒙. 卷之六. 須原屋善五郎, 江戸.
- 小野蘭山原著. 1847. 小野蘭山述・井口望之訂 (本草綱目啓蒙 1803-1805 の 4 版) の影印: 刈米達夫考註. 1933. 重訂本草綱目啓蒙.
- 李 時珍原著. 1596. 本草綱目. 商務印書館 (1930). 中国書店, 北京.
- 李 時珍原著. 1596. 本草綱目附図 上卷. 金陵胡承竜刊本. 春陽堂 (1979), 東京.
- 李 時珍原著. 1596. 鈴木眞海譯文; 白井光太郎監修・校註 (1929-1934). 頭註國譯本草綱目. 春陽堂, 東京.
- 島田充房・小野蘭山原著. 1765. 奥山春季解説. 1977. 玉蓼花. 花彙 (上).
- 清水建美. 1982. 原色新日本高山植物図鑑 I. マツムシソウ科. p. 59. 保育者, 大阪.
- 清水建美. 1989. マツムシソウ科. 相賀徹夫編. 園芸植物大事典. p. 493. 小学館, 東京.
- 清水建美. 1994. マツムシソウ科. 植物の世界. **1** -260-1-264 pp. 朝日新聞社出版本部, 東京.
- Silvertown, J. and Charlesworth, D. 2001. Introduction to plant population biology, Fourth ed. 347 pp. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Soltis, D. E., Soltis, P. S. and Doyle, J. J. 1998. Molecular systematics of plants II. DNA se-

- quencing. 574 pp. Kluwer Academic Publisher, Massachusetts.
- 須山知香・長谷部光泰・植田邦彦. 2005. P 1-10 日本のマツムシソウはどこから来たのか? p. 202. 日本植物学会第69回大会研究発表記録.
- Suyama, C. and Ueda, K. 2005 a. A new variety, *Scabiosa japonica* var. *breviligula* (Dipsacaceae) from Tokai district, Central Japan. J. Jap. Bot. **80**: 14-21.
- Suyama, C. and Ueda, K. 2005 b. Phylotaxonomy of genus *Scabiosa* (Dipsacaceae) in East Asia. XVII International Botanical Congress abstract: 397.
- Suyama, C. and Ueda, K. 2007. Taxonomic revision of *Scabiosa jezoensis* (Dipsacaceae) in Japan. Kew Bulletin **62**(1). (in press)
- 須山知香・植田邦彦. 2007. 新しい用語の提案—マツムシソウ科果実における被萼—, 分類 **7**(2). (印刷中)
- 武田久吉. 1932. たかねまつむしさう. 高山植物写真圖聚 式. 131-132 pp. 梓書房, 東京.
- 武田久吉. 1935. 連載講座日本の高山植物 VII. まつむしさう科. 植物及動物 **3**: 1391-1392.
- 田辺和雄. 1961. 序説. 山とお花畑—原色写真で見る高山植物—1. 1-17 pp. 高陽書院, 東京.
- Tatewaki, M. 1928. Veget. Mt. Apoi, Prov. Hidaka. Res. Bull. Coll. Exp. Forests Coll. Agric. Hokkaido Imp. Univ. **5**: 112.
- Tatewaki, M. 1940. List of Plants of the Island of Okushiri (II). Transactions of the Sapporo Nat. Hist. Soc. **16**: 105-116.
- 寺島良安. 1713. 谷川健一編集委員代表. 1980. 玉毬花. 巻第九十四之末湿草類. 和漢三才図会(日本庶民生活史料集成 29: p. 829, 851).
- 植田邦彦. 1993. 低湿地とその植物たち. 里山の自然をまもる. 70-102 pp. 築地書館, 東京.
- 植田邦彦・須山知香. 2006. P 1-83 ソナレマツムシソウ (マツムシソウ科) は単なる品種ではない. p. 212. 日本植物学会第70回大会研究発表記録.
- Ulbrich, E. 1928. Verbreitung durch den Wind (Anemochrie). Biologie der Früchte und Samen (Karpobiologie). 146-199 pp. Springer Verlag, Berlin.
- Verlaque, R. 1985. Étude biosystématique et phylogénétique des Dipsacaceae II. Caractères généraux des Dipsacaceae. Rev. Cytol. Biol. végét. -Bot. **8**: 117-168.
- Verlaque, R. 1986 a. Étude biosystematique et phylogénétique des Dipsacaceae IV. Tribu des Scabioseae (phylum no 1,2,3). Rev. Cytol. Biol. Veg. Botaniste **9**: 5-72.
- Verlaque, R. 1986 b. Étude biosystématique et phylogénétique des Dipsacaceae V. Tribu des Scabioseae (phylum no 4) et conclusion. tom. cit. 97-176.
- Yamazaki T. 1993. Dipsacaceae. Iwatsuki K., Yamazaki T., Boufford D.E. and Ohba H. (eds.). Flora of Japan **IIIa**. 454-455 pp. Kodansha, Tokyo.
- (Received November 27, 2006; accepted December 16, 2006)